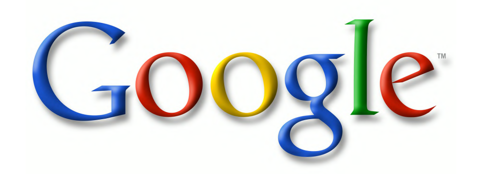
This is a reproduction of a library book that was digitized by Google as part of an ongoing effort to preserve the information in books and make it universally accessible.

http://books.google.com



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

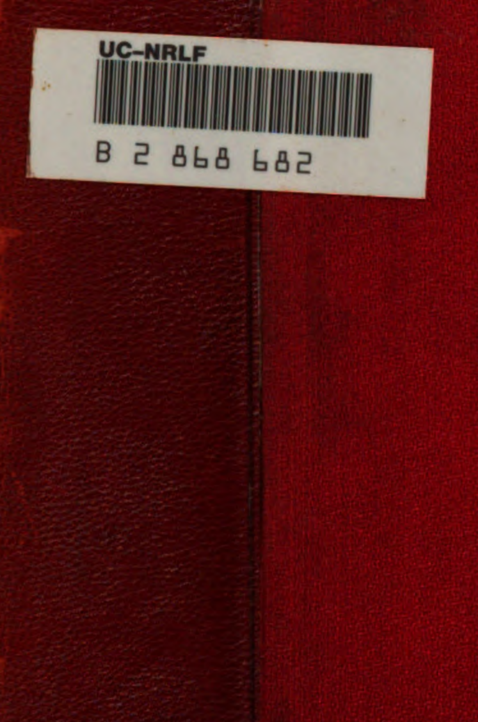
Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

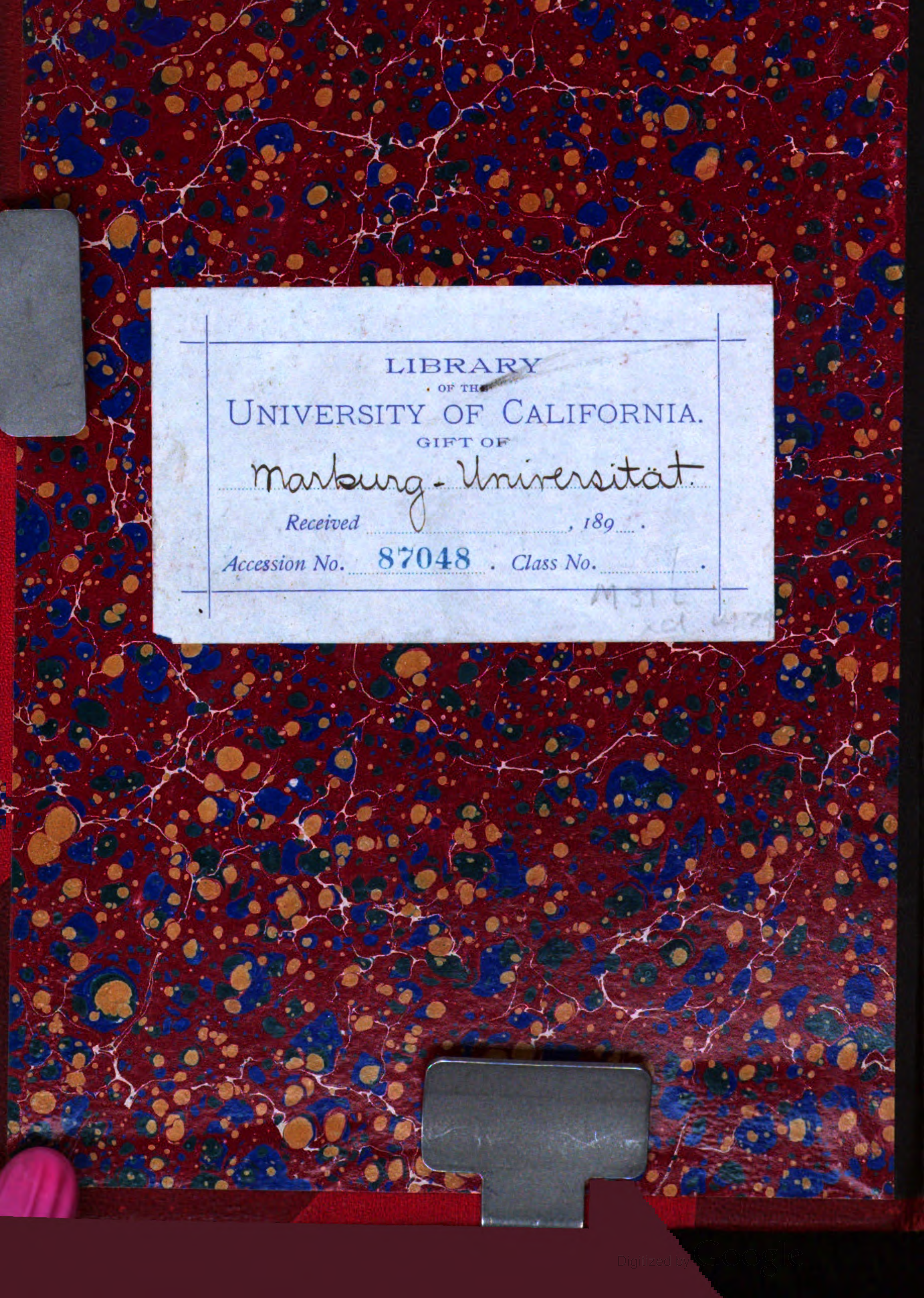
+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

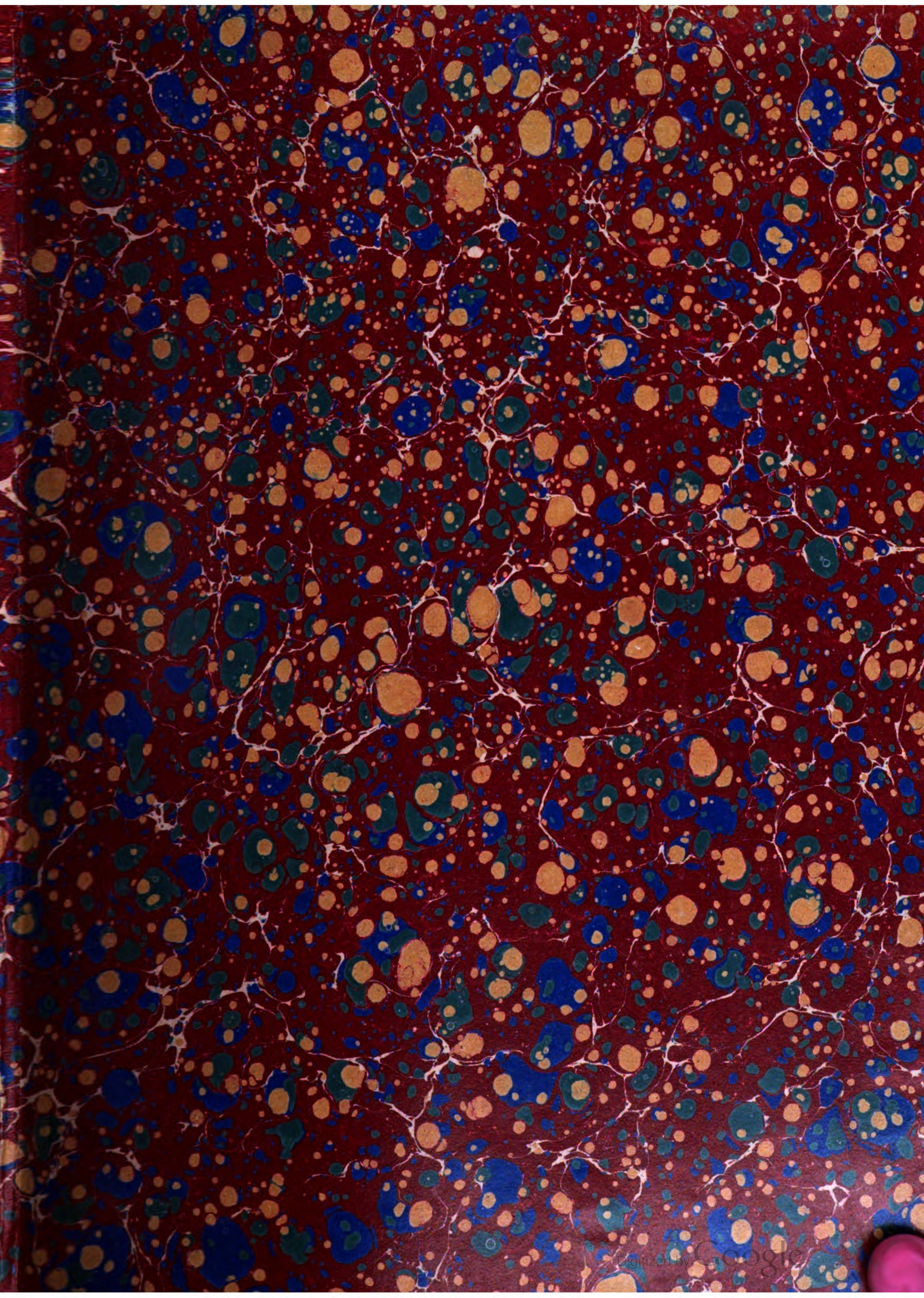
Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.


UC-NRLF
B 2 868 682

Digitized by Google



Digitized by Google


Digitized by Google

Digitized by Google

Entwicklungsgeschichte

von

Limax maximus L.

I. Theil. Furchung und Keimblätterbildung.

Inaugural-Dissertation

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Marburg

behufs

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

von

Joh. Meisenheimer.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1896.

Digitized by Google

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXII. Bd. 3. Heft.)

Von der Fakultät als Dissertation angenommen am 23. Juli 1896.

Digitized by Google

Die Gründe, welche eine erneute Untersuchung der Entwicklungsgeschichte eines Landpulmonaten wünschenswerth erscheinen ließen, sind mannigfacher Natur. Den Mittelpunkt des Interesses musste die Organbildung einnehmen, da diese seit FOL, abgesehen von den durch den Tod ihres Verfassers unterbrochenen Untersuchungen FERD. SCHMIDT's und der Arbeit von A. P. HENCHMAN über die Entwicklung des Nervensystems, eine eingehende, zusammenhängende Bearbeitung nicht mehr gefunden hat. Viele Punkte bedurften desshalb einer gründlichen Nachuntersuchung, ich brauche nur an die Geschlechtsorgane zu erinnern, über deren Anlage trotz verschiedener Untersuchungen noch große Zweifel bestehen. Am meisten Erfolg musste man sich aber von einer solchen Arbeit versprechen, wenn man unmittelbar vom Ei aus den ganzen Entwicklungsgang verfolgte, und desshalb entschloss ich mich, diesen ersten Theil dem eigentlichen Thema vorauszusenden. Reizten doch auch gerade die neueren Untersuchungen über Zellfolge, wie wir sie durch BLOCHMANN von Neritina, durch WILSON von Nereis, durch HEYMONS von Umbrella, durch LILLIE von den Unioniden besitzen, auch hier bei den Landpulmonaten diese Verhältnisse aufzuklären und vielleicht einen ähnlichen Furchungsmodus aufzustellen, was ganz besonders im Hinblick auf die Mesodermbildung von Bedeutung schien[1]. Vermehrt wurde das Interesse noch durch das bereits

[1] Ich möchte hier bemerken, dass die Arbeit KOFOID's über Limax agrestis bei Beginn der meinigen noch nicht erschienen war. Dieselbe behandelt, wie

Digitized by Google

wiederholt beschriebene Auftreten von Hohlräumen innerhalb der Furchungskugeln, über deren Bedeutung man namentlich mit Hilfe der Schnittmethode Aufschluss zu erlangen hoffen durfte, kurz alles dies kam zusammen, um eine erneute Untersuchung der Pulmonatenentwicklung als ein dankbares Thema erscheinen zu lassen.

Es ist mir desshalb eine angenehme Pflicht, Herrn Professor KORSCHELT für die Anregung zu dieser Arbeit und für die Hilfe, die ich jederzeit im Verlaufe derselben bei ihm gefunden habe, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Eiablage.

Den weitaus größten Theil meines Materials an Eiern und Embryonen verschaffte ich mir durch Züchtung erwachsener Schnecken, da ein Aufsuchen der Eihaufen im Freien nur wenig Aussicht auf vollen Erfolg bot. Betreffs der Zeit der Eiablage bemerkte ich eine Differenz von einem ganzen Monat gegenüber den Angaben von A. P. HENCHMAN, in Cambridge legte Limax maximus erst Mitte September, hier bereits Mitte August. Auch in der Zahl der Eier zeigten sich größere Differenzen, in so fern A. P. HENCHMAN als Mittel bei einer Eiablage 40 bis 50 angiebt, ich dagegen in vielen Fällen die enorme Zahl von 200 bis 300 Stück auf einmal erhielt. Meist lagen die Eier in einem unregelmäßigen Haufen zusammen, jedes einzelne für sich von seinen Hüllen eingeschlossen, nur selten war eine Anzahl von ihnen (10 bis 12) zu einer Schnur vereinigt. Öfters zeigte sich dagegen die äußere Hülle in zwei Spitzen ausgezogen, eine erste Andeutung der Schnurbildung. Die innere Hülle blieb von solchen Bildungen stets ganz unbeeinflusst.

Die Eier entwickelten sich in feuchtem Moose ohne Schwierigkeit normal weiter; abnormal entwickelte Embryonen konnte ich nur in sehr seltenen Fällen konstatiren. Zwillingsbildungen, wie sie GEGENBAUR beschreibt, habe ich nie beobachtet. HEYMONS beschreibt Zwillinge von Umbrella, die durch Aneianderwachsen zweier Keime entstanden. Auch Derartiges konnte ich nicht bemerken, trotzdem mehrfach eine größere Zahl von Eiern sich in einer Kapsel befanden (s. weiter unten). Das Ausschlüpfen erfolgte in der Regel

---

der vorliegende erste Theil meiner Arbeit, die Furchung und Keimblätterbildung, doch wird dieser erste Abschnitt nicht überflüssig erscheinen, da die von mir gegebenen Bestätigungen zur Stütze der Befunde KOFOID's dienen, und ich außerdem in der Lage bin, einen Theil seiner Beobachtungen weiter zu führen und zu ergänzen, andere aber zu berichtigen.

Digitized by Google

etwa am 30. Tage nach der Eiablage, schwankte aber immerhin um einige Tage.

Sehr lästig war beim Züchten der Larven die große Menge von Parasiten, welche die Eier heimsuchten und eine ziemliche Zahl derselben vernichteten. Außer dem schon von GEGENBAUR beschriebenen Nematoden gelangten zwei Milbenarten mit ihren Larven und verschiedene Fliegenlarven zur Beobachtung. Letztere durchbohrten die Eihüllen, drangen in das Eiweiß ein und führten so den Untergang des Embryos herbei. Auch FERD. SCHMIDT beobachtete in den Eihaufen von Succinea sehr häufig eine weiße Fliegenlarve, welche schädigend auf den Embryo einwirkte, und weiterhin einen Naisähnlichen Anneliden neben den ebenfalls schon von GEGENBAUR beschriebenen Fadenpilzen.

Konservirung und Methoden.

Die Eier wurden zunächst von den beiden äußeren Hüllen mittels Nadel und Messer befreit, dann die Eiweißhülle in Kochsalzlösung abgespült, so dass der Keim ganz frei lag, und dieser dann mit einer Pipette in die Konservirungsflüssigkeit übertragen. Als solche dienten Pikrinschwefelsäure und koncentrirtes kaltes Sublimat, beide mit ziemlich gleich gutem Erfolge. Ausgewaschen wurde erstere mit 70%igem Alkohol, letzteres mit Jodalkohol. Bei älteren Embryonen gelang es eine vollkommene Streckung des Körpers durch eine Vorbehandlung mit 2%iger Cocainlösung oder direkt durch heißes Sublimat zu erzielen, da sonst in Folge von Muskelkontraktionen die Übersicht und Klarheit der Schnittserien sehr erschwert wird.

Beim Einbetten wurde meist der Chloroformmethode der Vorzug gegeben, namentlich bei den jüngeren Embryonen. Diese sind in Folge der stark aufgeblasenen, zarten Larvenorgane außerordentlich leicht Schrumpfungen ausgesetzt. Das Ubertragen muss desshalb sehr sorgfältig geschehen. Der Alkohol musste von 10 zu 10% steigend durchlaufen werden, die Überführung in Chloroform geschah durch Übereinanderschichten von Chloroform und Alkohol absol., wobei das Objekt aus dem leichteren Alkohol absol. allmählich in das specifisch schwerere Chloroform sank. Die allmähliche Überführung in reines Paraffin (mit dem Schmelzpunkte von 54 bis 56° C.) wurde durch Abdunsten des Chloroforms einer Chloroform-Paraffinmischung erreicht. Auf diese Art gelang es, selbst die sehr zarte und weite Kopfblase von fünf bis sechs Tage alten Embryonen

Digitized by Google

fast ohne jede Schrumpfung zu erhalten. Bei älteren Embryonen bot der mächtig entwickelte Eiweißsack eine andere Schwierigkeit, indem das spröde Eiweiß ein Bröckeln der Schnitte verursachte. Durch Überstreichen jedes einzelnen Schnittes mit der von HEIDER in seiner Hydrophilus-Arbeit angegebenen Mastix-Kollodiumlösung wurde ein Zusammenhalten der Schnitte und somit vollständige Serien erzielt.

Die genaue Orientirung gelang bei den älteren Embryonen leicht mit Hilfe der schon früh hervortretenden einzelnen Körperregionen, bei den jüngeren dagegen war sie mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft. Hauptmerkmale waren hier die Richtungskörper, wofern sie erhalten geblieben waren, und später die eigenthümliche Form der Gastrula. Die Bestimmung der Lage erfolgte in dem erkalteten Paraffin unter dem Mikroskope, wonach dann der Block in der gewünschten Richtung herausgeschnitten wurde.

Für die Färbung der Schnitte wurde DELAFIELD'sches Hämatoxylin verwandt. Größere Schwierigkeit bot die Herstellung guter Totalpräparate zum Studium der Furchung. Die besten Resultate wurden erzielt, wenn die Eier etwa zwei Tage in sehr stark verdünntes DELAFIELD'sches Hämatoxylin gelegt, dann stark mit Salzsäurealkohol ausgezogen und schließlich mit Alkoholammoniak nachbehandelt wurden. Die Kerne und vor Allem die Chromatinfäden der Kernspindeln traten dann deutlich in dem großen, stark von Dotterkörnern erfüllten Keime hervor.

I. Furchung.

Nomenclatur der Furchung.

Seitdem man begonnen hat, die successive Entstehung der Furchungszellen vom befruchteten Ei bis zur ersten Organanlage zu verfolgen, machte sich das Bedürfnis geltend nach einer Nomenclatur, durch die jede einzelne Zelle nach ihrer Herkunft und Lage genau bestimmt würde. Zuerst bezeichnete man die Furchungszellen mit verschiedenen, ihrer Bedeutung im speciellen Falle entsprechenden Buchstaben (z. B. RABL bei Planorbis), dann aber suchte man nach mehr allgemeinen Systemen, die einen Vergleich verschiedener Formen unter einander zuließen, und so bildeten sich schließlich zwei solcher Systeme aus, das eine hauptsächlich von WILSON und LILLIE durchgeführt, das zweite von KOFOID für Limax agrestis aufgestellt. Ich will kurz die Grundzüge beider Systeme aus einander setzen.

Digitized by Google

Das erstere geht von dem vierzelligen Stadium aus und bezeichnet die vier Zellen desselben mit *A*, *B*, *C* und *D*. Sämmtliche Derivate dieser vier Zellen erhalten die kleinen Buchstaben *a*, *b*, *c*, *d*, dazu treten aber zur näheren Bestimmung noch Zahlenindices. Die erste sich von *A*, *B*, *C* und *D* abschnürende Zellengeneration heißt a^1, b^1, c^1, d^1, die zweite a^2, b^2, c^2, d^2, die dritte a^3 u. s. f. Die nächsten Derivate von a^1, b^1.... erhalten einen zweiten Index hinzu, also $a^{1\cdot 1}$, $b^{1\cdot 1}$...., die darauf folgende $a^{1\cdot 2}$, $b^{1\cdot 2}$ u. s. f. Dasselbe geschieht natürlich auch mit a^2, b^2.... zu $a^{2\cdot 1}$, $b^{2\cdot 1}$.... und weiter zu $a^{2\cdot 2}$, $b^{2\cdot 2}$.... u. s. f. Das ganze System ist auf diese Weise einer unbegrenzten Ausdehnung fähig.

Das zweite, das KOFOID'sche System, geht direkt vom ungefurchten Ei aus, wenn auch das vierzellige Stadium wiederum die eigentliche Grundlage bildet. Die Zellen dieses Stadiums bilden nämlich eine Vierergruppe (quartet), und diese muss von jeder sich abschnürenden Generation in gleicher Weise wiederholt werden. Bezeichnet man nun das ungefurchte Ei als erste Generation, das zweizellige Stadium als zweite Generation, so stellt das vierzellige die dritte dar. Zunächst werden also wieder die einzelnen Quadranten mit *a*, *b*, *c*, *d* bezeichnet. Der erste Index, der zu diesen Buchstaben hinzutritt, zeigt die Generation der ganzen Vierergruppe an, also etwa für das vierzellige Stadium a^3, b^3, c^3, d^3, ein zweiter die Lage der Vierergruppe in Bezug auf alle übrigen derselben Generation angehörenden Vierergruppen, mit den Zahlen 1, 2, 3 ... x vom vegetativen zum animalen Pole fortschreitend. Wenn sich also a^3 in $a^{4\cdot 1}$ und $a^{4\cdot 2}$ theilt, so heißt dies, dass wir jetzt zwei Vierergruppen der vierten Generation vor uns haben, von denen $a^{4\cdot 1}$ am vegetativen, $a^{4\cdot 2}$ am animalen Pole liegt.

Weiter will ich auf beide Systeme in ihren Vorzügen und Nachtheilen nicht eingehen, zumal da KOFOID dies bereits selbst in ziemlich eingehender Weise gethan hat, sondern nur kurz rechtfertigen, wesshalb ich gerade sein System zu Grunde lege. Einmal ist dadurch ein Vergleich seiner Figuren mit den meinigen erleichtert, dann aber auch ist dieses System für solche Formen wie Limax in der That geeigneter. Die Vorzüge des WILSON'schen Systems beruhen ja, abgesehen von der außerordentlich leichten Übersicht der Herkunft der einzelnen Zellen, vor Allem in der scharfen Sonderung der Generationen, welche die einzelnen Keimblätter liefern. Nun ist aber bei Limax maximus eine frühe Scheidung von Ektoderm und Entoderm durchaus nicht so scharf ausgesprochen wie bei anderen Formen,

Digitized by Google

ein Punkt, auf den ich hier des Näheren noch nicht eingehen kann, und dann ist die Wahl der einzelnen Quadranten *A*, *B*, *C*, *D* nahezu vollständig willkürlich, da regelmäßige Größendifferenzen zwischen den vier Furchungskugeln nicht auftreten, alles Dinge, die in dem WILSON'schen Systeme scharf zum Ausdruck kommen, in dem KOFOID-schen aber gegenüber anderen Momenten zurücktreten. Bei ersterem müsste man also in diesem speciellen Falle zum Schematisiren seine Zuflucht nehmen, indem man das Furchungsschema einfach dem bei anderen Formen beobachteten anpasste, letzteres dagegen wird, ohne etwas an Genauigkeit missen zu lassen, ein naturgetreues Bild der Furchung geben. Trotzdem will ich am Ende beide Systeme neben einander anführen, schon um einen Vergleich mit den bisher untersuchten Formen zu erleichtern, das WILSON'sche aber nur mit der eben angeführten Einschränkung seiner Gültigkeit.

Außer der Nomenclatur muss ich nun noch einen zweiten Punkt, der bei dem Verlaufe der Furchung in Betracht kommt, kurz besprechen, nämlich die Richtung der Kernspindel bei der Abschnürung und Theilung von Mikromeren und Makromeren. Die Furchung von Limax maximus gehört dem Spiraltypus an, d. h. die Mikromeren erleiden bei der Theilung stets eine Verschiebung von der Makromere aus, entweder nach rechts oder nach links. Man unterscheidet danach eine Rechts- und eine Linksdrehung der Spindel. Im ersteren Falle wird sie, wenn man sich in die Lage der vom animalen zum vegetativen Pole ziehenden Achse gestellt denkt, von links unten nach rechts oben, im zweiten von rechts unten nach links oben gerichtet sein. Es giebt für diesen Vorgang eine ganze Reihe von Bezeichnungen, BLOCHMANN hat in seiner Neritinaentwicklung die Bezeichnung »im Sinne des Uhrzeigers« für Rechtsdrehung und »im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers« für Linksdrehung angewandt, ihm folgten darin HEYMONS bei Umbrella und FERD. SCHMIDT bei Succinea und Limax. WILSON gebraucht in seiner Nereisarbeit den Ausdruck right-handed und left-handed, KOFOID spricht bei Limax agrestis von einer right spiral und left spiral. Ich will in dieser Arbeit die Ausdrücke, die LILLIE für die Unioniden-entwicklung anwandte, nämlich »dexiotropisch« für Rechtsdrehung und »leiotropisch« für Linksdrehung anwenden.

1. Genealogie der Furchungszellen.

Das Ei von Limax maximus besteht aus zwei Hüllen, dem Eiweiß und dem darin schwimmenden Keime. Die äußere aus

Digitized by Google

koncentrischen Lamellen bestehende Hülle ist sehr dick, die innere dagegen sehr zart, löst sich aber leicht von der äußeren ab. In dem sehr dünnflüssigen Eiweiß findet man stets ein gewundenes Häutchen, die sog. Chalaze. Im Übrigen kann ich Betreffs der Eihüllen auf GEGENBAUR verweisen, der sie sehr genau beschreibt, weiterhin auf FOL, der mehr im Allgemeinen die der Pulmonaten überhaupt behandelt, und schließlich noch auf WARNECK, der ebenfalls eine genaue Darstellung der Eihüllen von Limax agrestis giebt.

Ein Ei enthält in der Regel innerhalb seiner Hüllen nur einen Keim, doch kamen auch Fälle vor, wo mehrere Keime sich vorfanden, und zwar folgende:

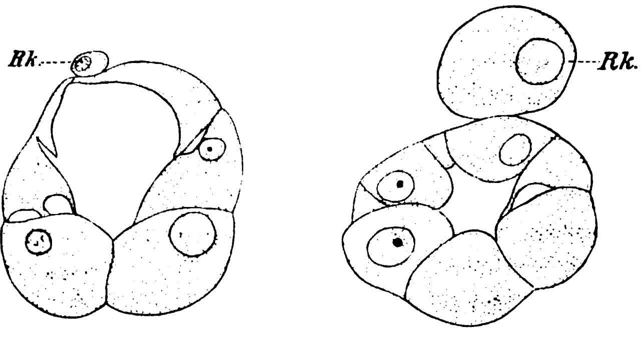
1) Zwei Fälle mit zwei Keimen.
2) Ein Fall mit drei Keimen.
3) Ein Fall mit acht Keimen.
4) Ein Fall mit neunzehn Keimen.

Im Falle Nr. 3 entwickelten sich alle acht Keime bis zu acht Tage alten Embryonen, worauf sie wegen Platz- und Nahrungsmangel zu Grunde gingen. Der Fall Nr. 4 brachte es nur bis zur Richtungskörperbildung. Mangel an Eiweißstoffen im mütterlichen Eileiter ist wohl die Ursache solcher Abnormitäten, und bei der großen Zahl der producirten Eier auch leicht erklärlich, trotzdem zu diesen Zeiten die Eiweißdrüse eine ungeheure Ausdehnung gewinnt. Auch WARNECK beobachtete zuweilen mehrere Keime und Embryonen in einer Hülle, von Limnaeus giebt er sogar die hohe Zahl von 70 gefurchten Eiern in einer Hülle an.

Nachdem das Ei abgelegt ist, befindet es sich gerade vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchens, es ist desshalb sehr leicht den ganzen etwa vier bis sechs Stunden in Anspruch nehmenden Vorgang im Leben zu verfolgen. Ausgestoßen werden zwei Richtungskörperchen, doch kommen zuweilen Theilungen derselben zu drei vor. Beide bleiben oft bis auf ziemlich späte Stadien erhalten, die Veränderungen, die sie dabei erleiden, sind sehr eigenthümlicher Natur. Schon KOFOID hat auf eine Größenzunahme der Richtungskörper hingewiesen, ich beobachtete Ähnliches. In der Regel liegen sie als kleine Körperchen mit öfter ganz deutlichem Kern und Kernkörper am animalen Pole des Eies. Bereits auf frühen Stadien beginnt nun zuweilen das Plasma derselben durch Flüssigkeitsaufnahme zu quellen und einen weitmaschigen Bau mit zahlreichen Vacuolen anzunehmen. Dieser Process erstreckt sich

Digitized by Google

sogar auf den Kern, seine Umrisse werden undeutlicher, er nimmt ebenfalls an Größe zu, sein Inneres ist von Vacuolen erfüllt. Den Verlauf des ganzen Processes zeigen die Fig. 33 und 34 auf Taf. XXII, Fig. 33 den Beginn, Fig. 34 den Höhepunkt desselben. Die Größenzunahme kann nahezu die Hälfte des ganzen Keimes erreichen, sie wird durch die Textfiguren 1 und 2 in ihrem Verhältnisse zum ganzen Keime deutlich veranschaulicht. Aller Wahrscheinlichkeit nach endet der ganze Vorgang mit einem vollständigen



Textfig. 1. Textfig. 2.
Größenverhältnis zwischen Richtungskörperchen und Keim. Fig. 1 das Richtungskörperchen in seiner normalen Größe zeigend, Fig. 2 in seinem extrem angeschwollenen Zustande.
Vergr. 248.

Zerfalle der Richtungskörperchen, so dass diese Vorgänge also als Degenerationserscheinungen aufzufassen sind.

Erwähnen möchte ich noch ein weiteres eigenthümliches Verhalten eines Richtungskörperchens, wie es mir auf einem Präparate zu Gesicht kam (Taf. XXII, Fig. 32). Das eine Richtungskörperchen ist nämlich hier mit einer Furchungskugel denselben Process der Verschmelzung eingegangen, wie wir es bald von den Furchungszellen selbst sehen werden. Auch der Kern ist mit aller Schärfe erhalten. Jedenfalls spricht dieses Verhalten, wie ja auch sonst so vieles Andere, für die ursprüngliche Einatur des Richtungskörperchens.

Nach der Ausstoßung der Richtungskörperchen vereinigen sich der männliche und weibliche Vorkern zur Bildung der ersten Furchungsspindel, die stets dem animalen Pole stark genähert liegt (Taf. XX, Fig. 1). Hier beginnt auch die erste Furche einzuschneiden, allmählich nach dem vegetativen Pole sich hinabziehend, bis die Durchschnürung eine vollständige ist. Als Resultat ergeben sich

Digitized by Google

zwei ganz oder nahezu gleich große Furchungskugeln. Die Durchschnürung ist eine so vollständige, dass überhaupt ein Zusammenhang beider Furchungskugeln nicht mehr zu beobachten ist (Taf. XX, Fig. 2). Es tritt dies namentlich auf Schnitten sehr deutlich hervor. Nun halten aber beide Furchungskugeln trotzdem stets fest zusammen, nie geschieht es bei einigermaßen vorsichtigem Verfahren, dass sie bei der Behandlung sich trennen, es kann also nur ein äußeres Mittel, eine Schleimschicht oder etwas Ähnliches, sie verbinden, wie schon WARNECK, MARK und KOFOID vermutheten.

Dieser Zustand ist nur ein kurzer, vorübergehender, bald beginnen die Zellen sich wieder einander zu nähern und fest an einander zu legen (Taf. XX, Fig. 3; Taf. XXII, Fig. 35). Dann tritt zwischen beiden Zellen ein Flüssigkeitsraum auf, der, sich allmählich vergrößernd, beide Zellen in ihrem Inneren weit von einander abhebt, sie nahezu die Gestalt einer einzigen Kugel annehmen lässt und eine äußere Grenze der Furchungsebene fast verschwinden macht. Des Näheren will ich aber hier auf diese Vorgänge nicht eingehen, sondern sie einem besonderen Kapitel vorbehalten.

Bei Limax agrestis verläuft nach KOFOID die erste Furche ganz in derselben Weise, auch hier treten zwei ganz oder nahezu gleiche Furchungskugeln auf, bei Siphonaria lepida beschreibt FUJITA ganz geringe Größenunterschiede beider Zellen. Ferner beobachtete LEREBOULLET an Limnaeus zwei völlig gleiche Furchungskugeln, dessgleichen BOBRETZKY bei Fusus, METCALF und KOWALEVSKY bei Chiton und schließlich FOL bei den gymnosomen Pteropoden. Im Übrigen findet man unter den Mollusken meist ziemlich bedeutende Größenunterschiede der beiden ersten Furchungskugeln vorherrschend. Unter den Prosobranchiern besitzt Nassa nach BOBRETZKY sehr starke Größendifferenzen, wozu bei dieser Form noch das eigenthümliche Auftreten einer kernlosen, sich abschnürenden und wieder verschmelzenden Dotterkugel kommt, eine Beobachtung, die neuerdings durch die Untersuchungen von CRAMPTON an Ilyanassa bestätigt wurde. Ungleich sind ferner die ersten Furchungskugeln bei Patella nach PATTEN und bei den Solenogastren (Dondersia) nach PRUVOT. Auch die Opisthobranchier schließen sich diesen Formen an, wie Umbrella nach HEYMONS, wenn auch hier unter ziemlichen Schwankungen, Aplysia nach MANFREDI und BLOCHMANN, Acera bullata nach LANGERHANS. Besonders stark ausgebildet ist diese Ungleichheit bei den thecosomen Pteropoden nach FOL, und dann vor Allem bei den Lamellibranchiaten, ich will hier nur Teredo nach HATSCHEK, Ostrea

Digitized by Google

nach HORST, Cyclas nach STAUFFACHER, die Unioniden nach RABL und LILLIE, Cardium nach LOVÉN und schließlich nach demselben Autor noch Modiolaria anführen. Letztere zeigt außerdem eigenthümlicherweise dasselbe Verhalten wie Nassa durch Abschnürung einer Dotterkugel. Wir werden sehen, dass diese Gleichheit, bez. Ungleichheit von großer Bedeutung für das zeitliche Auftreten der zweiten Furchungsebene in beiden Zellen ist.

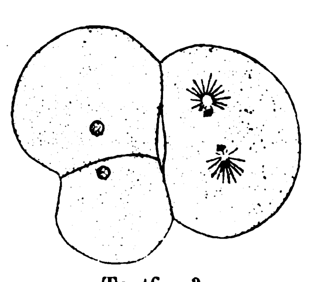
Der oben geschilderte Process einer weitgehenden Trennung und darauf folgenden Verschmelzung beider Furchungskugeln ist bis jetzt bereits bei einer großen Zahl von Mollusken beobachtet worden. Zunächst findet er sich bei Limax agrestis ganz in derselben typischen Weise, dessgleichen bei Succinea nach FERD. SCHMIDT, bei Siphonaria lepida nach FUJITA, bei Planorbis nach RABL, bei Limnaeus stagnalis nach WOLFSON und LEREBOULLET. Ferner ist dieser Process eine gewöhnliche Erscheinung bei den Prosobranchiern, so bei Neritina nach BLOCHMANN, bei Paludina nach TÖNNIGES, weiter wurde er beobachtet bei Chiton von METCALF, bei Opisthobranchiern (Aplysia) von MANFREDI, dessgleichen bei thecosomen Pteropoden von FOL. Auch bei den ferner stehenden Lamellibranchiaten finden sich ähnliche Vorgänge, so bei Cyclas nach STAUFFACHER und bei den Unioniden nach RABL und LILLIE.

Extrem ausgebildet ist dieser an sich so sonderbare Process in einer weit entfernten Thiergruppe, nämlich bei den Tricladen, allerdings in etwas modificirter Form. Hier erfolgt nach den Untersuchungen von METSCHNIKOFF, HALLEZ und IIJIMA eine vollständige Loslösung der Furchungszellen von einander, sie liegen frei eingebettet in der Masse der Dotterzellen, um sich erst später bei der Bildung der Keimblätter wieder an einander zu schließen.

Zum Theil während der beschriebenen Verschmelzungsvorgänge, jedenfalls aber unmittelbar nach denselben, bemerkt man das Auftreten der zweiten Furchungsspindel, ebenfalls am animalen Pole gelegen, aber senkrecht zur Richtung der ersten (Taf. XX, Fig. 4). In der Regel treten beide Spindeln entsprechend der gleichen Größe der ersten Furchungskugeln gleichzeitig auf, nur einmal beobachtete ich, dass sich die eine Zelle schon getheilt hatte, während in der anderen noch die Spindel lag (Textfig. 3), also etwa entsprechend dem gleichen Stadium der Umbrellaentwicklung. Da dieser Fall ganz vereinzelt blieb, so ist er vielleicht als abnormal oder pathologisch zu deuten.

Digitized by Google

Bei den übrigen Mollusken ist dieses dreizellige Stadium ziemlich allgemein verbreitet, ich brauche sie hier nicht weiter aufzuzählen, da alle Formen, die in der obigen Übersicht mit ungleichen Furchungskugeln genannt wurden, ein solches aufzuweisen haben. Da sehr oft die kleine Furchungskugel wenig oder gar keinen Dotter enthält, so ist diese Verlangsamung der Theilung in der größeren Zelle wohl mit dem reicheren Dottergehalt derselben in Verbindung zu bringen. Nur bei Patella theilt sich auffallenderweise zuerst die größere Zelle. Bei den Formen, die gleich große Furchungskugeln besitzen, theilen sich beide Zellen stets gleichzeitig.



Textfig. 3.
Dreizelliges Stadium vom animalen Pole.
Vergr. 248.

Unmittelbar nachdem die Tochterplatten aus einander gerückt sind, bemerkt man in den Furchungszellen eine kleine Größendifferenz, die sich aber bald wieder ausgleicht, in Taf. XX, Fig. 5 ist sie bereits nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Die zweite Furchungsebene steht senkrecht auf der ersten, schneidet aber das Ei ebenfalls in meridionaler Richtung durch, doch nicht mehr so tief wie die erste. Fig. 5 auf Taf. XX stellt das vierzellige Stadium unmittelbar nach seiner Durchschnürung vom animalen Pole aus dar, Fig. 7 und 8 auf Taf. XX zeigen es von zwei verschiedenen Seitenansichten. Diesen gegenüber stehen die Fig. 6 und 9, bei denen sich derselbe Process der Verschmelzung vollzogen hat, wie auf dem zweizelligen Stadium. Im Inneren des Furchungsstadiums, welches Fig. 9 darstellt, liegt wieder ein weiter Hohlraum, wodurch dieses Stadium eine so bedeutende Größe erhält.

Diese Verschmelzung der Zellen des Viererstadiums wurde ebenfalls schon öfter beobachtet, so zunächst von Kofoid bei Limax agrestis, von Warneck und Wolfson bei Limnaeus, von Rabl bei Planorbis, von Sarasin bei Bithynia, von Blochmann bei Neritina, von Manfredi bei einem Opisthobranchier (Aplysia) und schließlich von Stauffacher bei den Lamellibranchiaten (Cyclas). Bei den meisten dieser Formen wurde derselbe Process auch noch auf späteren Stadien beobachtet, ganz wie es hier bei Limax maximus auch der Fall ist, wesshalb ich auf ihre weitere Erwähnung späterhin verzichten kann.

Ein ganz besonderes Interesse verdient auf diesem Stadium die Lagerung der vier Furchungskugeln zu einander. Sie liegen näm-

Digitized by Google

lich nicht alle in einer Ebene, sondern über einander geschoben. Je zwei aus *AB* und *CD* hervorgegangene Zellen haben sich mit ihren gemeinsamen Achsen gegen einander verdreht, der Art, dass *A* links oben, *B* rechts unten, *C* wieder links oben und *D* wieder rechts unten liegt, wir haben also hier eine scharf ausgeprägte Linksdrehung vor uns, die Theilung erfolgte leiotropisch (Taf. XX, Fig. 8). An den Kernspindeln selbst tritt dieses Verhalten nur in sehr geringem Maße hervor, desto stärker aber an den bereits getheilten Zellen. Ein ganz ähnliches Verhalten beobachtete Kofoid bei Limax agrestis, Heymons bei Umbrella, und schließlich Wilson bei Nereis. Drehung der Spindel und Verschiebung der getheilten Blastomeren mögen dabei wohl Hand in Hand gehen, die Drehung der Spindel erscheint mir wenigstens bei Limax maximus zu gering, um allein die starke Lageverschiebung herbeiführen zu können, wie es Heymons von Umbrella annimmt.

Durch dieses Übereinanderlegen zweier Furchungskugeln, von denen also zwei in einer oberen und zwei in einer unteren Ebene liegen, kommen die sogenannten Querfurchen zu Stande, indem die beiden oberen sich am animalen Pole, die beiden unteren am vegetativen Pole in einer längeren Linie berühren. Natürlich werden dabei zugleich die oberen am vegetativen Pole und die unteren am animalen Pole aus einander gedrängt werden. In ihrer höchsten Ausbildung stehen beide Querfurchen genau senkrecht auf einander (Taf. XX, Fig. 6). Das Auftreten dieser Querfurchen scheint für die jüngsten Furchungsstadien vieler Mollusken konstant zu sein, so beobachtete Kofoid dieselben bei Limax agrestis, ferner Rabl bei Planorbis eine obere Querfurche, Crampton bei Ilyanassa eine parallele Lagerung derselben, weiter Bobretzky bei Fusus und Natica ebenfalls eine kreuzartige Lagerung der vier Zellen und eine breite Querfurche, sodann Heymons bei Umbrella eine ventrale, hier fehlt die dorsale. Bei Unioniden tritt nach Lillie am animalen Pole eine Querfurche auf, bei Nereis nach den Untersuchungen von Wilson zunächst nur eine ventrale, und erst später eine kleine dorsale im rechten Winkel zu ersterer.

Was nun die Orientirung dieses Stadiums in Bezug auf den späteren Embryo betrifft, so kann ich mich hierin der Orientirung Kofoid's bei Limax agrestis nicht anschließen. Kofoid orientirte derartig, dass er die erste Theilungsebene als Transversalebene, die zweite als Medianebene betrachtete, so dass also dann *A* links vorn, *D* links hinten, *B* rechts vorn, *C* rechts hinten lagen. Ich halte es

Digitized by Google

für richtiger, sowohl die erste wie zweite Furchungsebene in schiefem Winkel gegen die Medianebene geneigt zu betrachten, und diese selbst in die Richtung der Zellen *B* und *D* zu verlegen, so dass jetzt also *B* die Vorderseite, *D* die Hinterseite, *C* rechts und *A* links bedeuten würde, vorausgesetzt, dass der animale Pol die Oberseite, der vegetative die Unterseite darstellt. Auf eine weitere Begründung dieser Ansicht kann ich jedoch erst später eingehen, gestützt auf die Bildung der Mesodermzelle.

Die Orientirung des vierzelligen Stadiums von Seiten der verschiedenen Autoren ist bei den einzelnen Formen eine außerordentlich schwankende und widersprechende. Zwei Möglichkeiten der Orientirung kommen bei diesem Furchungsmodus in Betracht, entweder bilden die Furchungsebenen selbst die Achsen des künftigen Embryos, oder sie sind in einem bestimmten Winkel zu ihnen geneigt. Die erste Orientirung, nach welcher also die erste Furchungsebene Transversal-, die zweite Medianebene ist, benutzt CRAMPTON für Physa, HEYMONS für Umbrella, CONKLIN für Crepidula und schließlich WILSON für einen Anneliden, Nereis. Diesen gegenüber steht die zweite Art der Orientirung, mit einer Zelle vorn, einer hinten, einer rechts und einer links, wobei die hintere sich meist durch bedeutendere Größe auszeichnet. FUJITA orientirt auf diese Weise das vierzellige Stadium von Siphonaria lepida, RABL von Planorbis, v. ERLANGER von Bithynia, BLOCHMANN von Neritina und Aplysia, SALENSKY von Vermetus, FOL von den Pteropoden, LILLIE von den Unioniden und schließlich noch WHITMAN von Clepsine und LANG von Discocoelis. In den meisten Fällen gründet sich die Orientirung auf die Lage der Urmesodermzelle und das erste Auftreten der Bilateralität, ich werde desshalb später nochmals hierauf zurückkommen müssen.

Mit dem Schwinden des Flüssigkeitsraumes innerhalb des vierzelligen Furchungsstadiums beginnen sich die Kerne wieder zur Theilung vorzubereiten, das Resultat derselben sind vier neue Zellen am animalen Pole, die an Größe hinter den vegetativen bedeutend zurückstehen. Da man das vierzellige Stadium statt mit den Buchstaben *A*, *B*, *C* und *D*, auch mit a^3, b^3, c^3, d^3 bezeichnen kann, weil sie ja die dritte Generation bilden, so müssen nach den oben entwickelten Principien auf diesem Stadium die vier größeren, vegetativen Zellen mit $a^{4\cdot1}$, $b^{4\cdot1}$, $c^{4\cdot1}$, $d^{4\cdot1}$, die vier kleineren am animalen Pole mit $a^{4\cdot2}$, $b^{4\cdot2}$, $c^{4\cdot2}$, $d^{4\cdot2}$ benannt werden. Diese oberen Mikro-

Digitized by Google

meren bilden die erste Generation der Ektodermzellen, aus ihnen entstehen nur Theile des Ektoderms, während in den unteren noch alle drei Keimblätter enthalten sind. Betrachten wir die Richtung der Spindeln bei dieser Theilung, so verlaufen alle von links unten nach rechts oben, die abgeschnürten Mikromeren haben eine Verschiebung nach rechts hin erlitten, wir haben also eine ausgeprägte Rechtsdrehung oder Dexiotropie vor uns. Fig. 10 auf Taf. XX zeigt dieses Stadium vom animalen Pole, Fig. 11 von der Seite. Eine obere und untere Querfurche ist auch auf diesem Stadium noch zu unterscheiden, die vegetative von den Makromeren gebildet, die animale von den Mikromeren. Beide haben aber jetzt nicht mehr dieselbe rechtwinkelige Lage zu einander wie früher auf dem vierzelligen Stadium, sondern sie schneiden sich unter spitzem Winkel (Taf. XX, Fig. 10).

Eine ganz ähnliche Lageverschiebung der Querfurchen auf dem achtzelligen Stadium beobachtete KOFOID bei Limax agrestis und RABL bei Planorbis. Sie findet ihre Erklärung in der Verschiebung der ganzen oberen Vierergruppe nach rechts, welcher sich die Querfurche anschließen musste, so dass die ursprünglich rechtwinkelige Kreuzlagerung in eine schiefwinkelige überging.

Höchst eigenthümlich ist der nach der Abschnürung wieder erfolgende Process der gegenseitigen Verschmelzung, ganz entsprechend den früheren Stadien, er führt abermals zu einer fast vollkommenen Abrundung des ganzen Keimes, wie es Taf. XX, Fig. 12 und namentlich Fig. 13 zeigt. Des Näheren will ich, wie gesagt, auf diese Vorgänge erst später eingehen.

Wieder treten unmittelbar nach diesem Stadium der Verschmelzung neue Spindelfiguren in den Zellen auf, aber nicht gleichzeitig in beiden Vierergruppen, die vegetativen Zellen eilen den animalen in der Theilung um eine Phase voraus. Es muss dadurch zur Bildung eines zwar schnell vorübergehenden, aber doch konstanten, zwölfzelligen Stadiums kommen, denn während in $a^{4\cdot1}$ bis $d^{4\cdot1}$ die Tochterplatten schon aus einander gerückt sind, liegen in $a^{4\cdot2}$ bis $d^{4\cdot2}$ noch die Äquatorialplatten, und während dann $a^{4\cdot1}$ bis $d^{4\cdot1}$ sich schon vollständig getheilt haben, treten in $a^{4\cdot2}$ bis $d^{4\cdot2}$ erst die Tochterplatten auf (Taf. XX, Fig. 14—16). KOFOID stellt ein konstantes zwölfzelliges Stadium für Limax agrestis in Abrede, indem die Furchung in den meisten Fällen vom achtzelligen direkt zum sechzehnzelligen überging, nach den Stadien, die ich von Limax

Digitized by Google

maximus zu Gesicht bekam, möchte ich ein solches für diese Form als ziemlich konstant betrachten. Dasselbe that schon WARNECK für Limax sowohl als für Limnaeus, ferner beschrieb FERD. SCHMIDT ein solches neuerdings bei Succinea, dann RABL bei Planorbis, CRAMPTON bei Physa, BLOCHMANN bei Neritina, TÖNNIGES bei Paludina und schließlich HEYMONS bei Umbrella. Stets ist es hervorgegangen aus der Abschnürung der zweiten Ektodermgeneration, stets folgt unmittelbar darauf die Theilung der ersten Ektodermgeneration, mit Ausnahme von Umbrella, wo direkt die dritte Ektodermgeneration unmittelbar darauf sich abschnürt, wesshalb bei dieser Form das zwölfzellige Stadium am längsten bestehen bleibt. Nur bei Chiton wird nach METCALF ein derartiges Stadium vollständig übersprungen, KOWALEVSKY dagegen bezeichnet es hier nur als schnell vorübergehend.

Das schließliche Resultat dieser acht Theilungen ist ein sechzehnzelliges Stadium, es bildet mit seinen gesammten Zellen die fünfte Generation. Die Theilprodukte von $a^{4\cdot 1}$ bis $d^{4\cdot 1}$ sind also mit $a^{5\cdot 1}$ bis $d^{5\cdot 1}$ und mit $a^{5\cdot 2}$ bis $d^{5\cdot 2}$ zu bezeichnen, und diejenigen von $a^{4\cdot 2}$ bis $d^{4\cdot 2}$ mit $a^{5\cdot 3}$ bis $d^{5\cdot 3}$ und mit $a^{5\cdot 4}$ bis $d^{5\cdot 4}$. Die Vierergruppe 5.1 liegt am vegetativen Pole, 5.4 am animalen, dazwischen die übrigen. In beiden Vierergruppen war der Verlauf der Spindeln von rechts unten nach links oben gerichtet, wir haben also hier wieder eine leiotropische Theilung vor uns. Da, wie oben erwähnt, $a^{4\cdot 2}$ bis $d^{4\cdot 2}$ die erste Ektodermgeneration bildete, so stellen natürlich ihre Theilprodukte, 5.3 und 5.4, rein ektodermale Zellen dar, dazu sind aber jetzt noch als zweite Ektodermgeneration $a^{5\cdot 2}$ bis $d^{5\cdot 2}$ gekommen, während 5.1 immer noch Bestandtheile aller drei Keimblätter enthält.

Das ausgebildete sechzehnzellige Stadium stellen die Fig. 17 bis 20 auf Taf. XXI dar. Sehr auffallend ist die außerordentliche große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen, man sieht in Fig. 17 gleichsam vier Stockwerke über einander liegen, die wechselseitig in einander greifen. 5.1 und 5.3 entsprechen einander genau in ihrer Lage, und eben so, mit jenen abwechselnd, 5.2 und 5.4. Schon WARNECK fiel dieser regelmäßige Aufbau der Furchungszellen bei Limax und Limnaeus auf, dass nämlich eine Zelle stets in dem von zwei anderen gebildeten Winkel lag. METCALF formulirte dieses Verhalten bei Chiton durch den Satz, dass jede Zelle in demselben Meridiane liege wie ihre Großmutterzelle. KOFOID geht bei Limax agrestis in Anpassung an die geringen Größenunterschiede der

Digitized by Google

Furchungszellen, die eine Unterscheidung von Mutter- und Tochterzellen nicht recht zulassen, von den Quadranten aus und legt einen Meridian durch die Mitte derselben, so dass dann 5.1 und 5.4 in denselben zu liegen kommen, 5.2 links und 5.3 rechts, alle Theilungsprodukte sind also dann ihrer Lage nach genau bestimmt.

Eine untere Querfurche, gebildet von $b^{5.1}$ und $d^{5.1}$, ist noch deutlich zu erkennen, während die obere aus $a^{5.4}$ und $c^{5.4}$ nur schwach ausgeprägt ist (Taf. XXI, Fig. 19, 20).

Der Unterschied zwischen Mikromeren und Makromeren tritt jetzt bereits sehr zurück. Wenn auch eine allmähliche Größenabnahme vom vegetativen zum animalen Pole bemerkbar ist, so übertreffen doch die eigentlichen Makromeren (5.1) die folgende Vierergruppe (5.2) nur wenig an Größe. Es erschwert dieser Umstand bald in hohem Maße das weitere Studium der Furchung, da ein wichtiges Hilfsmittel der Orientirung durch sie verloren geht. Bei vielen anderen Mollusken finden wir dagegen gerade die Makromeren außerordentlich scharf ausgeprägt und bis auf späte Stadien hin erhalten, ich will hier nur Planorbis, dann unter den Prosobranchiern Nassa, Fusus, Neritina und Bithynia, unter den Opisthobranchiern Umbrella und Aplysia und schließlich noch die Pteropoden anführen, während dagegen Paludina nach Bütschli und Tönniges Größenunterschiede zwischen Makro- und Mikromeren ebenfalls sehr bald nicht mehr erkennen lässt.

Den Abschluss der fünften Generation bildet eben so wie in den vorhergehenden Stadien wieder eine Verschmelzung der Furchungszellen. Der Gegensatz zwischen den Fig. 17 und 18 auf Taf. XXI ist noch ein recht auffallender, bei ersterer tritt jede einzelne Zelle scharf abgerundet für sich aus dem zusammenhängenden Ganzen hervor, bei letzterer dagegen bilden alle in ihrer Gesammtheit eine flach gewölbte Kugelfläche.

Die nächstfolgende, sechste Generation müsste aus der Theilung der vorhandenen 16 Zellen direkt ein 32-zelliges hervorgehen lassen, in dieser regelmäßigen Weise verläuft aber nunmehr die Furchung nicht weiter. Das 24-zellige Stadium ist die nächste scharfe Marke, auf der wieder alle Zellen gleichzeitig sich in Ruhe befinden. Eingeleitet wird dieses Stadium durch das Auftreten von Theilungsspindeln in den beiden am vegetativen Pole gelegenen Vierergruppen. Am animalen Pole verharren die Gruppen 5.3 und 5.4 noch vollständig auf dem Stadium der Verschmelzung, während am

Digitized by Google

vegetativen Pole die in Folge ihrer Theilung abgerundeten Zellen scharf hervortreten (Taf. XXI, Fig. 22)[1]. Fig. 21 zeigt dasselbe Präparat vom vegetativen Pole, wobei sehr klar eine untere Querfurche hervortritt. Die Richtung der Spindeln verläuft in beiden Vierergruppen gleich, nämlich von links unten nach rechts oben, die Theilung erfolgt also dexiotropisch, entgegengesetzt der vorhergehenden Generation.

Das schließliche Resultat ist also ein 24-zelliges Stadium, wie es Fig. 25 auf Taf. XXI vom vegetativen Pole darstellt. Die Theilung aller Zellen erfolgt nicht ganz gleichzeitig, es finden sich nicht nur Zeitunterschiede zwischen beiden Vierergruppen, wobei 5.1 am vegetativen Pole etwas vor 5.2 voraus ist, es treten selbst Differenzen innerhalb der Spindeln einer Vierergruppe auf. Wir erhalten so ein 22-zelliges Stadium, welches Fig. 23 vom animalen, Fig. 24 vom vegetativen Pole zeigt. 5.1 hat sich bereits vollständig in 6.1 und 6.2 getheilt, in $c^{6.1}/c^{6.2}$ und in $d^{6.1}/d^{6.2}$ sind allerdings die Spindelfasern noch angedeutet, in $a^{6.1}$, $a^{6.2}$ und $b^{6.1}$, $b^{6.2}$ aber haben sich die Kerne bereits rekonstruirt. 5.2 dagegen zeigt die eben vollzogene Theilung erst in $a^{6.3}/a^{6.4}$ und in $b^{6.3}/b^{6.4}$, während $c^{5.2}$ und $d^{5.2}$ noch wohl ausgebildete Spindelfiguren zeigen, deren Tochterplatten gerade aus einander zu rücken beginnen, um sich schließlich auch in $c^{6.3}$, $c^{6.4}$ und $d^{6.3}$, $d^{6.4}$ zu theilen. Es ist hier das erste Mal, dass uns so große Zeitunterschiede in der Theilung der Zellen einer einzelnen Vierergruppe entgegentreten, in der Folge wird dies noch öfter der Fall sein. Bei anderen Formen ist dieses Verhalten zuweilen in außerordentlich starkem Maße ausgeprägt, am stärksten vielleicht bei den Unioniden, bei denen nach den Untersuchungen von LILLIE stets die Theilungen einer Vierergruppe in öfter ganz bestimmter Reihenfolge hinter einander auftreten.

Bemerkenswerth ist auf diesem Stadium, dass jetzt eine untere und obere Querfurche wieder deutlich ausgeprägt sind, erstere gebildet von den Zellen $b^{6.1}$ und $d^{6.1}$, letztere von $a^{5.4}$ und $c^{5.4}$. Von den neu entstandenen Zellen bilden natürlich 6.3 und 6.4 wieder reine Ektodermzellen, als dritte Ektodermgeneration kommt aber jetzt noch 6.2 hinzu, so dass jetzt insgesammt 20 Ektodermzellen vorhanden sind, bestehend aus den Vierergruppen: 5.4, 5.3, 6.4, 6.3,

[1] Die Deutung dieser Figur macht einige Schwierigkeiten, da die Vierergruppen 5.2 und 5.3 an der Grenze, wo die Verschmelzung beginnt, sich in ihrer Lagebeziehung etwas verschoben haben (vgl. Taf. XXI, Fig. 17). Namentlich hat sich $a^{5.2}$ stark über $d^{5.3}$ vorgedrängt.

Digitized by Google

6.2. Ein Unterschied in der Größe zwischen Makromeren und Mikromeren ist jetzt überhaupt nicht mehr zu erkennen und tritt auch in der Folgezeit nicht mehr auf. Die vier Zellen am vegetativen Pole, 6.1, bleiben nunmehr im Zustande der Ruhe bis zur Mesodermbildung, zunächst erfolgt nur eine weitere Vermehrung der Ektodermzellen.

Wie schon erwähnt, bildet das 24-zellige Stadium wieder eine Marke im Verlaufe der Furchung, indem alle Zellen verschmelzen und eine Zeit lang im Zustande der Ruhe verharren, bis neue Theilungsspindeln auftreten. Dies geschieht zunächst am animalen Pole in der Gruppe 5.4, deren Zellen vom 16-zelligen Stadium her geruht haben, deren Theilung also ebenfalls der sechsten Generation angehört. In Fig. 26 auf Taf. XXI sieht man die scharf ausgebildeten Spindeln liegen, die Rechtsdrehung ist wohl schon einigermaßen an ihrer Lage zu erkennen, deutlich tritt dieselbe aber nach der Abschnürung hervor (Taf. XXI, Fig. 31). Gemäß ihrer Lage am animalen Pole werden die Theilprodukte die Bezeichnungen $a^{6.7}$ bis $d^{6.7}$ und $a^{6.8}$ bis $d^{6.8}$ tragen, sie vermehren die Zahl der Ektodermzellen auf 24. Bei Limax agrestis verläuft nach Kofoid die Bildung des 28-zelligen Stadiums meist in derselben Weise, zuweilen aber eilt die Gruppe 6.2 voraus.

Von den Zellen der fünften Generation haben sich also jetzt alle Vierergruppen mit Ausnahme der Zellen 5.3 getheilt. Letztere bleiben, wie wir sehen werden, noch ziemlich lange bestehen, während Theilungen zur siebenten Generation ihnen vorauseilen.

Abermals treten zwei Vierergruppen fast gleichzeitig in das Stadium der Theilung ein, nämlich 6.2 und 6.4 (Taf. XXI, Fig. 27). Am animalen Pole liegt eine vollkommen vacuolisirte Partie, bestehend aus 5.3 und den Theilprodukten von 5.4, nämlich 6.7 und 6.8, während die in Theilung begriffenen Zellen sich stark abgerundet haben und scharf aus dem Zusammenhange des Ganzen hervortreten. Die Richtung der Spindeln verläuft in beiden Vierergruppen deutlich von rechts unten nach links oben, es tritt also jetzt in der siebenten Generation wieder ausgeprägte Leiotropie auf. In der Zeitfolge der einzelnen Theilungen sind einige Differenzen vorhanden. In der unteren Vierergruppe, 6.2, sind die Tochterplatten schon aus einander gerückt ($a^{7.3}/a^{7.4}$), ja haben sich die Zellen zum Theil schon vollständig getheilt ($b^{7.3}/b^{7.4}$ und $d^{7.3}/d^{7.4}$), während in der oberen, 6,4, noch wohl ausgebildete Äquatorialplatten vorhanden sind. Durch diese neuen Theilungen entsteht also ein 36-zelliges

Digitized by Google

Stadium, die neu entstandenen Zellen, die wir einmal als Derivate von 6.2 mit 7.3 und 7.4, und weiterhin als Derivate von 6.4 mit 7.7 und 7.8 bezeichnen müssen, vermehren die Zahl der Ektodermzellen um acht neue, im Ganzen sind jetzt 32 vorhanden. Auf den Fig. 28 und 31 von Taf. XXI sind diese Zellen mit ihren Kernen deutlich zu erkennen.

Das 36-zellige Stadium bildet einen wichtigen Abschnitt im Verlaufe der ganzen Furchung. Die nächstfolgende Theilung führt zu einer Sonderung der Keimblätter, durch sie wird das mittlere Keimblatt in Folge der Loslösung der Urmesodermzelle angelegt.

Bevor ich aber auf die eben angedeuteten Verhältnisse näher eingehe, muss ich noch einige kleine Differenzen besprechen, die sich auf diesem Stadium mit der Kofoid'schen Entwicklung von Limax agrestis ergeben. Nach seinem Schema der Furchung geht 6.2 der Theilung von 5.4 voraus (siehe oben), es folgt dann die Theilung von 6.1, d. h. die Bildung der Mesodermzelle, und dann erst 6.4. Nach seiner Beschreibung scheint jedoch bei Limax agrestis eine ganz konstante Reihenfolge nicht vorhanden zu sein, wie ich sie für Limax maximus annehmen muss, alle Stadien, die mir vom 24- bis 40-zelligen Stadium zu Gesichte kamen — und ich war in der Lage, sie in größerer Anzahl studiren zu können — ließen allein die oben angegebene Reihenfolge als richtig erscheinen. Namentlich tritt die Theilung von 5.4 stets direkt nach dem 24-zelligen Stadium, und weiterhin die Theilung von 6.1 zur Bildung der Mesodermzelle stets erst nach dem 36-zelligen Stadium auf, und nicht, wie Kofoid angiebt, nach dem 32-zelligen.

Eingeleitet wird diese wichtige Theilung der Vierergruppe 6.1 durch das Auftreten von Kernspindeln in den direkt am vegetativen Pole gelegenen Zellen, denselben, von denen wir die bisherigen drei Ektodermgenerationen successive ableiten. Die Theilungsspindeln treten in zeitlich recht weit aus einander liegender Folge auf. $a^{6.1}$ zeigt noch die Äquatorialplatte, in $c^{6.1}$ sind die Tochterplatten eben aus einander gerückt, während in $d^{6.1}$ die Durchschnürung sich bereits vollzogen hat, und in $b^{6.1}$ die Kerne sich schon rekonstruirt haben (Taf. XXI, Fig. 28). Die Spindelrichtung verläuft von rechts unten nach links oben, die Theilung ist also leiotropisch, entsprechend der siebenten Generation. Es tritt dies weniger deutlich an den Spindeln selbst als an der Lage der abgeschnürten Zellen hervor (Taf. XXI, Fig. 29). Das Schicksal der Theilprodukte dieser

LIBRARY OF THE

vier Zellen der Gruppe 6.1 ist nicht für alle das gleiche. Gleich verhalten sich nur diejenigen von $a^{6\cdot 1}$, $b^{6\cdot 1}$ und $c^{6\cdot 1}$, indem diese sich einfach den übrigen Furchungskugeln zugesellen. Die am vegetativen Pole gelegenen, aus der neuen Theilung entstandenen Zellen müssen wir mit $a^{7\cdot 1}$, $b^{7\cdot 1}$ und $c^{7\cdot 1}$, die dem animalen Pole sich nähernden mit $a^{7\cdot 2}$, $b^{7\cdot 2}$, $c^{7\cdot 2}$ bezeichnen.

Es erhebt sich nun die Frage, sind diese neu entstandenen Zellen $a^{7\cdot 2}$, $b^{7\cdot 2}$, $c^{7\cdot 2}$, noch als eine vierte Ektodermgeneration zu bezeichnen, oder stellen sie bereits reine Entodermzellen dar, gemeinsam mit der Vierergruppe 7.1. Diese Frage ist hier außerordentlich schwierig zu entscheiden, wir haben keinen Anhaltspunkt in dem Größenunterschied von Makromeren und Mikromeren, keinen in einer etwaigen Einstülpung. Denn der Unterschied in der Größe zwischen Makromeren und Mikromeren beginnt, wie oben gesagt, bereits auf dem 16-zelligen Stadium zu verschwinden, und eine Gastrulationseinstülpung, d. h. also eine scharfe Differenzirung des Entoderms, erfolgt erst auf einer späteren Stufe, auf einem Stadium von sicherlich einigen hundert Zellen. Ich muss es also ganz unentschieden lassen, ob Limax maximus nicht noch eine vierte oder gar fünfte Generation von Ektodermzellen bildet. Höchstens könnte man die drei Ektodermgenerationen durch einen Vergleich mit anderen Formen aufrecht erhalten, die in dieser Frage keinen Zweifel lassen, und bei denen stets unmittelbar vor dem Auftreten der Urmesodermzelle die Bildung der Ektodermgenerationen abgeschlossen ist. Aber ein solches Verfahren ist kein Beweis, ist es doch möglich, dass hier eine scharfe Grenze sich überhaupt nicht ziehen lässt, dass beide Blätter an ihren Rändern untrennbar in einander übergehen und eine wirkliche Differenzirung erst mit der Gastrula auftritt.

Das Vorhandensein dreier Ektodermgenerationen ist für eine große Zahl von Mollusken bereits angegeben worden, sie sind für diesen Furchungsmodus geradezu typisch. So beschreibt Rabl drei Generationen für Planorbis, Conklin für Crepidula, Blochmann für Neritina, Crampton für Ilyanassa, Fol für Heteropoden und Pteropoden, Heymons für Umbrella, Blochmann für Aplysia, und schließlich Lillie für die Unioniden. Für einen Anneliden (Nereis) werden sie von Wilson beschrieben. Eine größere Zahl von Ektodermgenerationen besitzt nach den neuesten Untersuchungen von Fujita Siphonaria lepida, nämlich vier, und auch für Vermetus giebt Salensky drei bis vier an, während Bobretzky für Nassa und Fusus nur unbestimmt eine größere Anzahl erwähnt.

Digitized by Google

Wir kommen jetzt zu der bisher noch nicht besprochenen Theilung der Zelle $d^{6\cdot1}$. Hervorzuheben ist zunächst die auffallende Kleinheit des einen Theilproduktes, $d^{7\cdot1}$, gegenüber dem zweiten $d^{7\cdot2}$, was deutlich selbst noch auf späteren Stadien (Taf. XXI, Fig. 29 und 30) hervortritt. Auch FUJITA bildet auf dem entsprechenden Stadium von Siphonaria lepida eine solche kleine Zelle ab, ferner erwähnen sie RABL bei Planorbis und HEYMONS bei Umbrella. Ein ganz besonderes Interesse verdient aber die Zelle $d^{7\cdot2}$, in Fig. 28 ist sie gerade abgeschnürt, in Fig. 29 hat sie, abweichend von den entsprechenden Zellen der übrigen Quadranten, ihre Lage geändert, indem sie nicht an der Oberfläche der Furchungskugel verharrt, sondern sich in das Innere derselben zu verschieben beginnt, und zwar direkt unter die kleine Zelle $d^{7\cdot1}$. Weiterhin zeichnet sie sich vor allen übrigen Zellen ihrer Umgebung durch etwas dunkler gefärbtes Plasma aus. In Fig. 30 auf Taf. XXI ist diese Einschiebung zwischen die übrigen Zellen vollzogen. $d^{7\cdot2}$ liegt jetzt vollkommen im Inneren der Furchungskugel, losgelöst aus dem Verbande der übrigen Zellen, sie stellt nunmehr die Urmesodermzelle dar, aus der sich, wie später noch genauer gezeigt werden wird, das gesammte mittlere Keimblatt entwickelt. Auf die Litteratur der Mesodermbildung werde ich bei dieser Gelegenheit ebenfalls näher eingehen.

Das zuletzt beschriebene, nunmehr vierzigzellige Stadium ist noch in anderer Beziehung interessant, indem es uns ein Merkmal für eine Orientirung in die Hand giebt. Betrachten wir Fig. 30 auf Taf. XXI, so sehen wir einzelne Zellenstreifen in engerem Zusammenhange über die Kugeloberfläche verlaufen, zunächst einen unpaaren, gebildet aus $b^{7\cdot1}$, $b^{7\cdot2}$ und $b^{6\cdot3}$, ferner zwei zu einander symmetrische, bestehend einerseits aus $a^{7\cdot1}$, $a^{7\cdot2}$, $a^{6\cdot3}$, andererseits aus $c^{7\cdot1}$, $c^{7\cdot2}$, $c^{6\cdot3}$. Dazwischen liegen die Vierergruppen 7.3 und 7.4. In dem Quadranten der Zelle d dagegen vermisst man einen derartigen Zellenstreifen, hier liegen nur $d^{7\cdot1}$ und $d^{6\cdot3}$, es ist dies eben eine direkte Folge des Ausfalls von $d^{7\cdot2}$. Der radiäre Bau des ganzen Keimes, der bisher streng gewahrt war, wird hierdurch zerstört, der Keim ist jetzt bilateral symmetrisch geworden. Bezeichnet man nämlich die Lage der Mesodermzelle als hinten, so muss dann auch der Quadrant d hinten, ferner b vorn, c rechts und a links liegen, immer vorausgesetzt, dass der animale Pol die Oberseite, der vegetative die Unterseite darstellt. Ist für dieses Stadium eine solche Orientirung festgestellt, so kann man nun rückwärts

Digitized by Google

schließen und dadurch eine begründete Orientirung des vierzelligen Stadiums gewinnen, bei welchem also demnach die Medianebene durch die Quadranten *B* und *D*, die Transversalebene durch *A* und *C* zu legen ist, ganz entsprechend dem 40-zelligen Stadium. Wie schon erwähnt, weicht die Orientirung KOFOID's für Limax agrestis von der meinigen ab, aber seine Gründe, die auf einer kleinen, seitlichen Verschiebung der Urmesodermzelle in die Richtung der zweiten Furchungsebene beruhen, erscheinen mir ohne Belang, da zwar entsprechend der Linksdrehung zunächst eine schwache Verschiebung erfolgt, jede spätere derartige Lagebestimmung aber bei einer nur etwas schiefen Lage des Keimes außerordentlich leicht auf Täuschung beruhen kann. Volle Gewissheit würde meine Orientirung erlangen, wenn es mir gelungen wäre, die Furchung bis zur Theilung der Urmesodermzelle zu verfolgen, da dann die Symmetrieebene deutlich hervortreten muss, aber diese Theilung erfolgt ziemlich spät, zu einer Zeit, wo die Zellen des Keimes schon zahlreicher geworden und weniger von einander unterschieden sind, so dass von einer äußeren Symmetrie der Furchungszellen dann nichts mehr zu erkennen ist.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei Siphonaria lepida, wo nach FUJITA bereits auf dem 38-zelligen Stadium die Theilung der Urmesodermzelle erfolgt. Der genannte Forscher bemerkte ebenfalls die Unterbrechung des radiären Baues der äußeren Keimkugel, ganz meiner Beobachtung entsprechend, so dass ich also seine Orientirung wohl als eine weitere Stütze der meinigen heranziehen darf. Auf die Orientirung anderer Formen seitens verschiedener Autoren bin ich bereits an früherer Stelle eingegangen, hier möchte ich nur noch hervorheben, dass auch sie sich meist auf die Lage der Urmesodermzelle und die durch dieselbe hergestellte Bilateralität stützten, wie z. B. HEYMONS bei Umbrella, RABL bei Planorbis, v. ERLANGER bei Bithynia. Treten Organanlagen auf frühen Stadien bereits auf, so sind diese natürlich ebenfalls sehr wichtige und werthvolle Hilfsmittel für die Orientirung, man vergleiche nur die Unionidenentwicklung LILLIE's und die Nereisentwicklung von WILSON.

An die Theilung der Vierergruppe 6.1 schließen sich unmittelbar wieder einige Theilungen im Gebiete der Ektodermzellen an. Wir erinnern uns, dass von den Vierergruppen der sechsten Generation noch eine einzige, nämlich 5.3, übrig geblieben war, während

Digitized by Google

alle übrigen sich schon in die sechste, ja siebente Generation theilten. Die Theilung von 5.3 tritt in Fig. 31 auf Taf. XXI auf, und zwar in sehr markanter, von allen bisherigen verschiedener Weise. Zunächst treten die sich theilenden Furchungskugeln in äußerst scharfer, abgerundeter Form aus dem übrigen Zellverbande hervor, sie bilden weit vorspringende Erhebungen. Sehr auffallend ist das Verhalten der Spindeln. So lange noch die Äquatorialplatte ausgebildet ist, tritt die Dexiotropie der sechsten Generation deutlich hervor ($c^{5.3}$ und $d^{5.3}$), bei der Ausbildung der Tochterplatten erfährt aber die ganze Theilungsfigur eine Lageveränderung, sie stellt sich parallel dem Äquator ein, die Theilung erfolgt senkrecht darauf in der Richtung eines Meridians ($a^{5.3}$, $b^{5.3}$). Die neu entstandenen Zellen sind mit 6.5 und 6.6 zu bezeichnen, sie stellen Ektodermzellen dar.

Ganz dasselbe beobachtete Kofoid bei Limax agrestis, bei welcher Form auf demselben Stadium die gleiche Erscheinung auftritt. Bei Chiton bemerkte Metcalf eine äquatoriale Richtung der Spindel zuerst auf dem 40-zelligen Stadium, und ähnlich verhält es sich bei Nereis nach Wilson.

Die letzte noch zur sicheren, direkten Beobachtung, wenigstens in ihrer Vorbereitung gelangende Theilung war diejenige der Vierergruppe 6.3. In Fig. 30 auf Taf. XXI ist der Kern in $c^{6.3}$ bereits zur Spindelbildung aufgelöst. Es werden hieraus schließlich die Vierergruppen 7.5 und 7.6 resultiren, so dass wir jetzt ein 48-zelliges Stadium vor uns haben, bestehend insgesammt aus:

43 Ektodermzellen (wovon drei vielleicht Entodermzellen),
4 Ekto-Entodermzellen (resp. reine Entodermzellen),
1 Mesodermzelle.
48 Zellen.

War schon das Studium der zuletzt beschriebenen Stadien in Folge der großen Undurchsichtigkeit und schweren Färbbarkeit des Keimes, fernerhin in Folge des Mangels an fast jeder Orientirungsmarke äußerst mühselig, so wird nun ein weiteres Verfolgen der Furchungsvorgänge nahezu unmöglich, zumal da die Einlagerung stark tingirbarer Eiweißtropfen, die schon auf früheren Stadien beginnt, jetzt so sehr überhand nimmt, dass eine Deutung der Kerne zwischen denselben sehr unsicher wird. An einigen nur wenig älteren Stadien machte ich noch die Beobachtung, dass die rein meridionale Theilungsrichtung jetzt häufiger aufzutreten scheint, und

Digitized by Google

zwar schien mir die nächste der Gruppe 7.4 anzugehören. Im Ubrigen erfolgt die Theilung sowohl am animalen wie vegetativen Pole jetzt ziemlich schnell und führt zur Bildung eines vielzelligen Keimes, dessen weitere Schicksale wir bei der Gastrulation kennen lernen werden.

Im Einzelnen nochmals auf die ganze Litteratur über die Spiralfurchung einzugehen, halte ich für überflüssig, da das, was irgendwie für die Furchung von Limax maximus von Interesse sein könnte, in der obigen Schilderung bereits eingeflochten ist, und da wir außerdem sowohl in der Unionidenentwicklung LILLIE's als auch in der Limaxarbeit von KOFOID eine ausführliche Litteraturübersicht besitzen, auf die ich nur zu verweisen brauche.

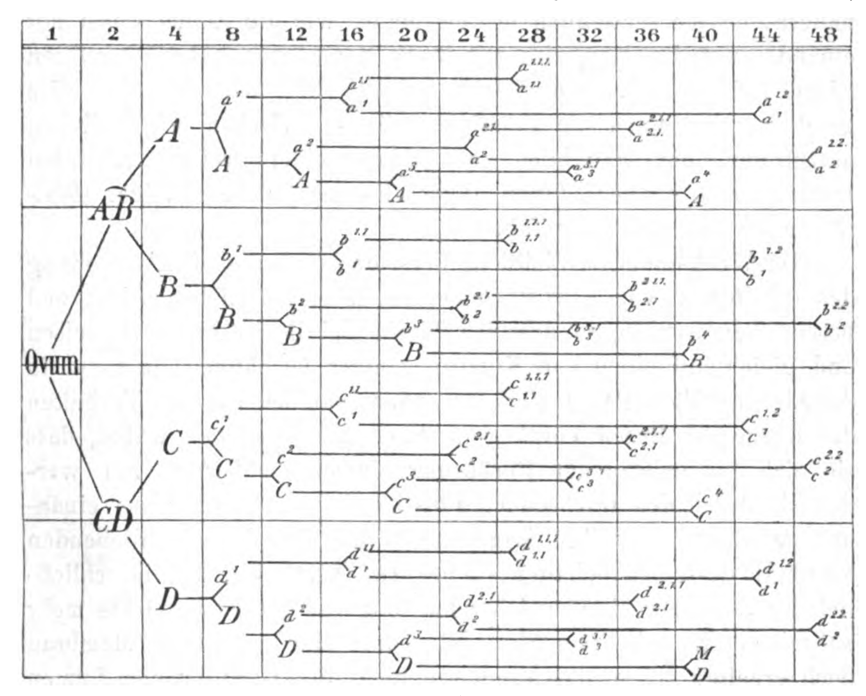
Zum Schlusse möchte ich die bisher gewonnenen Resultate übersichtlich in Gestalt einer Tabelle zusammenfassen, und zwar zunächst in dem KOFOID'schen Systeme, und dann aus den oben entwickelten Gründen auch in dem WILSON-LILLIE'schen.

I. Schema der Furchung von Limax maximus (System nach Kofoid).

Generation	Zahl der Zellen	*A*	*B*	*C*	*D*	Drehung der Spindel
VII. Generat.	36	$a^{6\cdot4}$ zu $\{a^{7\cdot8}, a^{7\cdot7}\}$	$b^{6\cdot4}$ zu $\{b^{7\cdot8}, b^{7\cdot7}\}$	$c^{6\cdot4}$ zu $\{c^{7\cdot8}, c^{7\cdot7}\}$	$d^{6\cdot4}$ zu $\{d^{7\cdot8}, d^{7\cdot7}\}$	Leiotrop.
	48	$a^{6\cdot3}$ zu $\{a^{7\cdot6}, a^{7\cdot5}\}$	$b^{6\cdot3}$ zu $\{b^{7\cdot6}, b^{7\cdot5}\}$	$c^{6\cdot3}$ zu $\{c^{7\cdot6}, c^{7\cdot5}\}$	$d^{6\cdot3}$ zu $\{d^{7\cdot6}, d^{7\cdot5}\}$	
	32	$a^{6\cdot2}$ zu $\{a^{7\cdot4}, a^{7\cdot3}\}$	$b^{6\cdot2}$ zu $\{b^{7\cdot4}, b^{7\cdot3}\}$	$c^{6\cdot2}$ zu $\{c^{7\cdot4}, c^{7\cdot3}\}$	$d^{6\cdot2}$ zu $\{d^{7\cdot4}, d^{7\cdot3}\}$	
	40	$a^{6\cdot1}$ zu $\{a^{7\cdot2}, a^{7\cdot1}\}$	$b^{6\cdot1}$ zu $\{b^{7\cdot2}, b^{7\cdot1}\}$	$c^{6\cdot1}$ zu $\{c^{7\cdot2}, c^{7\cdot1}\}$	$d^{6\cdot1}$ zu $\{d^{7\cdot2}=M, d^{7\cdot1}\}$	
VI. Generat.	28	$a^{5\cdot4}$ zu $\{a^{6\cdot8}, a^{6\cdot7}\}$	$b^{5\cdot4}$ zu $\{b^{6\cdot8}, b^{6\cdot7}\}$	$c^{5\cdot4}$ zu $\{c^{6\cdot8}, c^{6\cdot7}\}$	$d^{5\cdot4}$ zu $\{d^{6\cdot8}, d^{6\cdot7}\}$	(Äquatorial.)
	44	$a^{5\cdot3}$ zu $\{a^{6\cdot6}, a^{6\cdot5}\}$	$b^{5\cdot3}$ zu $\{b^{6\cdot6}, b^{6\cdot5}\}$	$c^{5\cdot3}$ zu $\{c^{6\cdot6}, c^{6\cdot5}\}$	$d^{5\cdot3}$ zu $\{d^{6\cdot6}, d^{6\cdot5}\}$	
	24	$a^{5\cdot2}$ zu $\{a^{6\cdot4}, a^{6\cdot3}\}$	$b^{5\cdot2}$ zu $\{b^{6\cdot4}, b^{6\cdot3}\}$	$c^{5\cdot2}$ zu $\{c^{6\cdot4}, c^{6\cdot3}\}$	$d^{5\cdot2}$ zu $\{d^{6\cdot4}, d^{6\cdot3}\}$	Dexiotrop.
	20	$a^{5\cdot1}$ zu $\{a^{6\cdot2}, a^{6\cdot1}\}$	$b^{5\cdot1}$ zu $\{b^{6\cdot2}, b^{6\cdot1}\}$	$c^{5\cdot1}$ zu $\{c^{6\cdot2}, c^{6\cdot1}\}$	$d^{5\cdot1}$ zu $\{d^{6\cdot2}, d^{6\cdot1}\}$	
V. Generat.	16	$a^{4\cdot2}$ zu $\{a^{5\cdot4}, a^{5\cdot3}\}$	$b^{4\cdot2}$ zu $\{b^{5\cdot4}, b^{5\cdot3}\}$	$c^{4\cdot2}$ zu $\{c^{5\cdot4}, c^{5\cdot3}\}$	$d^{4\cdot2}$ zu $\{d^{5\cdot4}, d^{5\cdot3}\}$	Leiotrop.
	12	$a^{4\cdot1}$ zu $\{a^{5\cdot2}, a^{5\cdot1}\}$	$b^{4\cdot1}$ zu $\{b^{5\cdot2}, b^{5\cdot1}\}$	$c^{4\cdot1}$ zu $\{c^{5\cdot2}, c^{5\cdot1}\}$	$d^{4\cdot1}$ zu $\{d^{5\cdot2}, d^{5\cdot1}\}$	
IV. Generat.	8	a^3 zu $\{a^{4\cdot2}, a^{4\cdot1}\}$	b^3 zu $\{b^{4\cdot2}, b^{4\cdot1}\}$	c^3 zu $\{c^{4\cdot2}, c^{4\cdot1}\}$	d^3 zu $\{d^{4\cdot2}, d^{4\cdot1}\}$	Dexiotrop.
III. Generat.	4	$A(a^3)$	$B(b^3)$	$C(c^3)$	$D(d^3)$	Leiotrop.
II. Generat.	2	AB		CD		—
I. Generat.	1		Ovum			—

Digitized by Google

II. Schema der Furchung von Limax maximus (System nach Wilson u. Lillie).



2. Die inneren Vorgänge während der Furchung.

Wir haben bisher nur die äußeren Vorgänge der Furchung verfolgt, wie aus dem Ei durch fortgesetzte Zelltheilung allmählich ein vielzelliger Embryo hervorging, und haben dabei auffallende, in regelmäßigem Wechsel wiederkehrende Gestaltsveränderungen der einzelnen Zellen nur nebenbei beachtet, jetzt sollen diese etwas genauer auf ihre Ursache und Bedeutung hin untersucht werden. Wohl ist es möglich, schon eine ziemliche Zahl von Einzelheiten an optischen Schnitten zu erkennen, ich habe es aber vorgezogen, die immerhin sicherere Schnittmethode anzuwenden, und alle folgenden Beobachtungen beruhen desshalb hauptsächlich auf dem Studium einiger hundert Schnittserien, wobei jedoch stets die optischen Schnitte der Totalpräparate zum Vergleiche mit herangezogen wurden.

Beginnen wir wieder mit dem zweizelligen Stadium. In Fig. 2 auf Taf. XX ist auf einem Totalpräparate die vollkommene Trennung der beiden ersten Furchungskugeln zu sehen, in Fig. 3 auf Taf. XX haben sie sich dagegen wieder fest an einander gelegt, dasselbe zeigt Fig. 35 auf Taf. XXII. Die Kerne, die ursprünglich

Digitized by Google

bei der Theilung aus einander rückten, beginnen sich wieder zu nähern, bis sie schließlich in dem Maße, wie die Zellen selbst mit einander verschmelzen, sich mit ihren Membranen nahezu berühren (siehe Taf. XX, Fig. 2 und 3; Taf. XXII, Fig. 35). Nachdem dies geschehen, beginnen die Flüssigkeitsräume zwischen beiden Zellen aufzutreten, die schließlich zur Bildung einer großen, centralen Höhlung und kleiner, davon abgeschlossener, linsenförmiger Hohlräume an der Peripherie führen.

Ihr Wachsthum, schließliche Verschmelzung und die Ausstoßung des Inhaltes ist von Kofoid genau am lebenden Ei beobachtet und beschrieben worden, so dass ich hierin auf diesen Autor verweisen und gleich auf einen von Kofoid weniger beachteten, ja sogar in Abrede gestellten Punkt eingehen kann, nämlich auf das Verhalten der Kerne bei diesen Vorgängen. Eben wurde schon erwähnt, dass sie sich bis nahezu zur Berührung einander näherten, nun werden sie durch den wachsenden Flüssigkeitsraum wieder aus einander gedrängt, aber ihre Lage unmittelbar an der abschließenden Membran desselben behalten sie bei (Taf. XXII, Fig. 36), ja schließlich ist von einer sie überziehenden Membran überhaupt nichts mehr zu sehen. Es mag immerhin sein, dass eine ganz feine Membran noch erhalten ist, so dass die Kerne nicht direkt frei mit dem Lumen des Flüssigkeitsraumes in Verbindung treten, jedenfalls aber ist doch die Beziehung zwischen Kern und Hohlraum eine außerordentlich enge. Nichts ist bei solchen Vorgängen natürlicher, als an eine Mitwirkung der Kerne bei der Entstehung dieser Räume zu denken, in der Struktur der Kerne selbst gehen während dieser Zeit auffallende Veränderungen vor sich, die ursprünglich mächtig ausgebildeten, stark tingirbaren Nucleolen zerfallen in sehr zahlreiche, kleine Mikrosomen, die zuweilen in ihrer Hauptmasse dem Hohlraume zugekehrt sind. Außerdem beobachtet man öfter, ebenfalls an der dem Flüssigkeitsraume zugekehrten Seite, dass letztere sich zwischen Zellplasma und Kern eine Strecke weit einschiebt (Taf. XXII, Fig. 36), ja solch ein heller Hof kann schon vor dem Erscheinen der eigentlichen centralen Höhlung auftreten. Man mag nun wohl dagegen einwenden, dass diese Höfe ihre Entstehung der Einwirkung von Reagentien verdanken mögen, ihr konstantes Auftreten an einer bestimmten Stelle beweist indessen zum mindesten so viel, dass an dieser Stelle, d. h. an der dem Hohlraum zugekehrten Seite des Kernes, das Plasma eine von dem übrigen Theile verschiedene Beschaffenheit angenommen hat, und dass dies möglicher-

Digitized by Google

weise auf eine Beeinflussung von Seiten des Kernes zurückzuführen ist. Den Hohlraum in seiner weitesten Ausdehnung stellt wohl Fig. 37 auf Taf. XXII dar, er reicht bis nahezu zur Peripherie. Bald darauf erfolgt dann die Ausstoßung der Flüssigkeit, beide Zellen kollabiren und berühren sich wieder eng mit ihren Wänden. Zeitlich ist der Akt der Ausstoßung ziemlich inkonstant, zuweilen sind neben dem maximal angeschwollenen Hohlraum bereits die Spindeln zum vierzelligen Stadium angelegt (Taf. XXII, Fig. 37), zuweilen findet man noch nach der Ausstoßung die ruhenden Kerne. Nicht immer mag dieselbe wohl eine vollständige sein, Theile derselben mögen sich bis in das Viererstadium hinein erhalten und dann erst entfernt werden.

Nach der Theilung beginnt alsbald die Ausbildung neuer, mächtiger Hohlräume, wir sehen ihre Entwicklung dargestellt auf Taf. XXII in den Fig. 38 und 39. Wieder treten neben einer centralen Höhlung die peripheren Hohlräume auf, deutlich geben beide Figuren wieder, wie sie in einander übergehen und mit einander verschmelzen, bis schließlich wieder eine einzige weite Höhlung von nahezu quadratischem Querschnitt, umschlossen von den Wänden der vier Zellen, vorhanden ist. Einem solchen Stadium entspricht etwa die Totalansicht Fig. 9 auf Taf. XX. Auch auf diesem Stadium ist eine engere Beziehung der Kerne mit den Flüssigkeitsräumen zu konstatiren, in Fig. 38 auf Taf. XXII liegen sie dicht an der inneren Zellwandung, und wenn sie auch nicht direkt durchbrechen, so wölben sie dieselbe doch etwas vor und senden sogar Fortsätze nach dieser Vorwölbung hin. Ferner gelangten auf diesem Stadium, ganz wie auf dem zweizelligen, wieder helle Höfe um die Kerne zur Beobachtung. Wie vollständig die Ausstoßung nach diesem Stadium sein kann, das zeigt Fig. 40 auf Taf. XXII, jede aber auch die geringste Spur eines Flüssigkeitsraumes ist geschwunden, fest liegen die Zellen an einander gepresst, während sie die neue Theilung vorbereiten.

Abermals treten unmittelbar nach der Theilung neue Hohlräume auf und führen auf diesem Stadium wohl zu den absonderlichsten Formen im Verlaufe der ganzen Furchung. Der Hohlraum besitzt in Fig. 41 auf Taf. XXII, welche einen genau vom animalen zum vegetativen Pole verlaufenden Schnitt darstellt, noch eine mäßige Ausdehnung, aber bald breitet er sich unter stetiger Abflachung der Zellen immer mehr aus, bis er schließlich in Fig. 42 eine ganz enorme Ausdehnung gewonnen hat. Die Zellen sind in Folge des

Digitized by Google

starken, inneren Druckes außerordentlich abgeflacht, kaum dass die Kerne in der dünnen Wandung noch Raum haben. Fig. 13 auf Taf. XX stellt ein derartiges Stadium in der Totalansicht dar. Auf den Schnitten ist jetzt schon eine ziemliche Differenz zwischen animalem und vegetativem Pole zu bemerken, an letzterem verdünnt sich der Protoplasmabeleg nicht in so extremen Maße wie an ersterem, wo er thatsächlich nur noch aus einem feinen Häutchen besteht. Es ist klar, dass sich naturgemäß hier die Flüssigkeit entleeren wird, da sie hier den geringsten Widerstand zu überwinden hat, die Zellen werden an dieser Stelle aus einander weichen und eine klaffende Öffnung wird hier entstehen, die Centralhöhle muss also dann, wenn auch nur für kurze Zeit, mit der Außenwelt kommuniciren. Ein solches Stadium ist in Fig. 43 auf Taf. XXII fixirt, die Zellen haben nach dem Schwinden des von innen ausgeübten, starken Druckes wieder ihre natürliche abgerundete Gestalt angenommen. Die Öffnung nach außen ist deutlich erhalten, bald aber schließt sie sich wieder, wie Fig. 44 auf Taf. XXII zeigt, wo die aufgewulsteten Ränder der die Öffnung verschließenden Zellen deutlich zu erkennen sind. Nach vollständiger Ausstoßung der Flüssigkeit wird wieder eine massive Furchungskugel auftreten, Fig. 45 auf Taf. XXII stellt eine solche mit nur noch ganz geringen Resten des Hohlraumes dar.

Ganz die nämlichen Vorgänge, wie die eben geschilderten, wiederholen sich auch auf dem folgenden, dem 16-zelligen Stadium, auch hier ist zunächst eine mäßige Binnenhöhle vorhanden (Taf. XXII, Fig. 46), die sich allmählich vergrößert, während zugleich zwischen den Trennungsflächen der einzelnen Zellen die peripheren, intercellularen Räume auftreten, um schließlich mit dem Binnenraume zu verschmelzen. Die Differenz zwischen animalen und vegetativem Pole hat zugenommen, am vegetativen Pole liegt eine verhältnismäßig breite Zellschicht, am animalen Pole dagegen ist wieder eine starke Abflachung eingetreten (Taf. XXII, Fig. 47). Eine Totalansicht dieses Stadiums stellt Fig. 18 auf Taf. XXI dar. Stadien, welche direkt die einzelnen Vorgänge bei der Ausstoßung fixirten, habe ich hier nicht zu Gesicht bekommen, doch sind sie aller Wahrscheinlichkeit nach den obigen analog. Der Hohlraum wird schließlich wieder bis auf minimale Reste reducirt.

Von jetzt an scheinen sich diese Vorgänge nicht mehr mit so konstanter Regelmäßigkeit abzuspielen wie bisher, was ja auch schon früher beim Studium der Furchung selbst konstatirt wurde,

Digitized by Google

Wachsen und Schwinden der Hohlräume ist nicht mehr so streng an einzelne Phasen der Furchung gebunden. Fig. 48 auf Taf. XXII stellt eine nahezu vollständig massive Furchungskugel von 24 Zellen dar, während Fig. 49, auf der am animalen Pole die Theilung der Vierergruppe 5.4 zum 28-zelligen Stadium vor sich geht, eine wohl ausgebildete Binnenhöhle besitzt. Auch Stadien, auf denen die Höhlung wieder mit der Außenwelt kommunicirte, kamen mir bei Keimen von diesem Alter zu Gesicht, ja konnten noch auf bedeutend älteren Stufen konstatirt werden, alle oben beschriebenen Erscheinungen wiederholen sich also regelmäßig wieder.

Jetzt will ich nur noch auf einige wenige Punkte, die bei den späteren Stadien schärfer hervortreten, eingehen. Zunächst betrifft es die Stelle der Vacuolisirung. Schon auf dem 8- und 16-zelligen Stadium bemerkten wir, wie die Binnenhöhle sich in ihrer weitesten Ausdehnung immer mehr nach dem animalen Pole hin zu verschieben begann, jetzt hat sich diese Lokalisirung noch viel schärfer ausgeprägt. Die beste Erläuterung hierzu giebt ein Schnitt, wie ihn Fig. 51 auf Taf. XXII zeigt. Während hier am vegetativen Pole die Zellen in einer ununterbrochenen Kontinuität neben einander liegen, bietet der animale Pol ein höchst sonderbares Aussehen. Die Zellen sind gleichsam zerschlissen, der Binnenraum sendet seine Ausbuchtungen zwischen sie hinein bis nahezu an die äußerste Peripherie des Keimes, dazu treten intercellulare Räume, die in dem Binnenraume schließlich aufgehen. Zuweilen geht diese Auflösung der Zellen am animalen Pole so weit, dass nur noch eine ganz dünne Membran die Flüssigkeit von der Außenwelt scheidet. Und doch vermögen sich diese Zellen wieder fest an einander zu schließen, Fig. 50 auf Taf. XXII zeigt ein etwa gleichalteriges Stadium, wo der Hohlraum von einer regelmäßigen, einschichtigen Zellwandung bekleidet wird. Der animale Pol wird natürlich von dem oberen Theile des Schnittes gebildet, die wenige Schnitte von dem gezeichneten entfernten Richtungskörper beweisen es[1].

Niemand wird anstehen, ein solches Stadium als echte Blastula zu bezeichnen, und doch hat sie keinen Bestand, von Neuem wird sie wieder den Process der Auflösung ihrer Zellen durchmachen. Dieser Vorgang ist überhaupt mit der Furchung keineswegs etwa abgeschlossen, sondern er erhält sich noch sehr lange, wir begegnen ihm zu einer Zeit, wo die Mesodermstreifen bereits gebildet sind

[1] In der Figur ist das Richtungskörperchen übertragen worden.

Digitized by Google

(Taf. XXIII, Fig. 57 und 59), wo die Gastrula sich bereits anlegt (Taf. XXIII, Fig. 60), ja wo diese schon ausgebildet ist, und die Organe sich zu differenziren beginnen (Taf. XXIII, Fig. 61 und 65). Auch das mittlere Keimblatt beibt von diesen Vorgängen nicht unverschont, wir sehen in Fig. 54 auf Taf. XXIII, wie auch die Urmesodermzelle mit ihrer Umgebung die Bildung kleiner Hohlräume eingeht, Ähnliches zeigen die Fig. 57 und 59 auf derselben Tafel, aber, wie ich nochmals hervorheben möchte, vorwiegend beschränken sich diese Vorgänge in späteren Stadien auf die Zellen der animalen Hälfte, d. h. also auf das Ektoderm.

Verhalten der Kerne zu den inneren Vorgängen während der Furchung.

Schon oben bei der Besprechung der inneren Vorgänge auf dem zwei- und vierzelligen Stadium wurden einige Beziehungen derselben zu den Kernen erwähnt, jetzt wollen wir diesen unsere specielle Aufmerksamkeit zuwenden. Zu diesem Zwecke müssen vor Allem wieder die Totalpräparate der Furchung herangezogen werden, da die Vorgänge, um die es sich hier handelt, leichter an diesen als an Schnitten zu übersehen sind.

Die Vorgänge auf dem zweizelligen Stadium sind oben schon zur Genüge geschildert, wie die Kerne, nach der Theilung aus einander wandernd, sich wieder nähern, um schließlich durch die auftretenden Hohlräume wieder getrennt zu werden. Betrachten wir daraufhin jetzt das vierzellige Stadium. Sofort fällt uns auf, dass die Kerne nicht etwa an einer beliebigen Stelle des Plasmas ihrer Zellen liegen, sondern dass sie eine ganz bestimmte Lage einnehmen, der Art, dass je zwei einander genähert liegen und nur durch die Scheidewand beider Zellen von einander getrennt sind. Am deutlichsten sind diese Gruppen auf Taf. XX, Fig. 5, ferner Fig. 8 und 9 zu erkennen. Es erhebt sich nun die Frage, sind die einander entgegen wandernden Kerne die Theilprodukte einer einzigen Spindel, oder besteht jede dieser Gruppen aus Theilprodukten beider Spindeln, d. h. also, wenn *A B* und *C D* das zweizellige Stadium darstellen, nähern sich die Kerne von *A* und *B*, ferner die von *C* und *D*, oder aber diejenigen von *A* und *D*, resp. *B* und *C*. Das vierzellige Stadium lässt dies nur schwer entscheiden, da die gleiche Größe aller vier Furchungskugeln jede Orientirung ziemlich willkürlich macht. Aber wenn man zum Vergleiche das zweizellige Stadium heranzieht und fernerhin die späteren Stadien, wo, wie wir

Digitized by Google

alsbald sehen werden, stets die Theilprodukte einer einzigen Spindel sich wieder nähern, so leuchtet ein, dass auch hier der Vorgang der nämliche sein wird, d. h. also der Kern von *A* nähert sich *B*, und der von *C* dem der Zelle *D*. Sie behalten diese Lage selbst noch bei der weitesten Ausdehnung der inneren Höhlung bei, wie Fig. 9 auf Taf. XX zeigt, und erst wenn sie sich wieder zur Theilung anschicken, nehmen sie die Mitte der Zellen ein.

Es erfolgt die Theilung, und sofort nach derselben ordnen sich die Kerne abermals zu Paaren an, ganz entsprechend den vier Spindeln, man kann aus ihrer Lage direkt die ursprüngliche Drehung der Spindel ablesen (Taf. XX, Fig. 12). Noch markanter tritt ihre Anordnung in Fig. 13 auf Taf. XX auf, die Kerne sind hier wieder bis zur Berührung an einander gerückt, diejenigen von $d^{4 \cdot 1}$ und $d^{4 \cdot 2}$ sind deutlich nur durch die Zellwandung getrennt.

Derselbe Vorgang wiederholt sich auf dem 16-zelligen Stadium, wir sehen dies einmal auf der Taf. XXI in der Fig. 18, noch deutlicher aber in Fig. 19 vom animalen und in Fig. 20 vom vegetativen Pole. Stets sind die Theilprodukte einer Spindel an die durch Theilung neu entstandene Zellgrenze gerückt, so dass also jetzt acht Kernpaare, entsprechend den acht Spindeln, vorhanden sind. Wie weit die Annäherung auch hier noch gehen kann, ersieht man aus Fig. 22 auf Taf. XXI, wo wieder die Kerne der Zellen $c^{5 \cdot 3}$ und $c^{5 \cdot 4}$ dicht an den trennenden Zellwänden liegen.

Beim 24-zelligen Stadium treten dieselben Erscheinungen auf, wieder ordnen sich die Kerne paarweise an, ganz entsprechend der Drehung der ursprünglichen Spindel. In dem Maße als die Zellen nun kleiner werden und sich enger an einander drängen, fallen diese Vorgänge weniger auf. Es gilt dies schon von dem 36- und 40-zelligen Stadium, aber zu erkennen ist die gegenseitige Beziehung immer noch, stets kann man noch die dexiotropische oder leiotropische Richtung der Spindel an ihnen konstatiren. Mit noch älteren Stadien, wo Zelle dicht an Zelle liegt, und die Kerne dieselben zum großen Theile ausfüllen, erlischt natürlich jedes äußere Zeichen dieser Vorgänge.

Zu einer Deutung all dieser Erscheinungen kann man vielleicht dann gelangen, wenn man die eben beschriebenen Vorgänge mit den schon gelegentlich der Schilderung der Hohlräume erwähnten kombinirt. Wir sahen nämlich, wie auf dem zweizelligen Stadium die Kerne enge Beziehungen zu den Flüssigkeitsräumen eingingen, dasselbe gelangte auf dem vierzelligen Stadium zur Beobachtung, und

Digitized by Google

jetzt möchte ich noch auf Fig. 42 auf Taf. XXII hinweisen, wo auf dem achtzelligen Stadium zwei Kerne nahe an einander an der trennenden Zellwand liegen, und weiterhin auf ein 16-zelliges Stadium (Taf. XXII, Fig. 47), auf dem einige Kerne dicht an der Zellmembran liegen (die entsprechenden Kerne sind auf diesem Schnitte nicht getroffen), und bei dem zwischen diesen trennenden Zellwänden intercellulare Räume aufgetreten sind.

Aus alle Dem kann man sich etwa folgendes Bild von dem äußeren Verlaufe der Abscheidung machen. Zwischen den Zellwänden zweier durch Theilung neu entstandener Zellen treten kleine Flüssigkeitsräume auf, abgeschieden vom Plasma unter Mitwirkung der Kerne. Diese zunächst rein intercellularen Räume schwellen an und ergießen schließlich ihren Inhalt in eine gemeinsame Binnenhöhlung. In ihrer höchsten Ausdehnung flacht diese durch den Druck, den sie ausübt, die äußere Zellwandung stark ab, bis diese an einer Stelle, auf späteren Stadien, wie wir sahen, stets am animalen Pole, nachgiebt und den Inhalt austreten lässt. Hierauf nehmen die Zellen wieder ihre natürliche Lage und Gestalt an, die Furchungskugeln bilden, wenigstens auf den jüngeren Stadien, wieder eine geschlossene, solide Kugel, bis dann nach neu erfolgter Theilung dieselben Vorgänge sich von Neuem abspielen. Auf späteren Stadien werden diese Erscheinungen nicht mehr mit dieser Regelmäßigkeit auftreten können, entsprechend der Unregelmäßigkeit der Zelltheilungen, Abscheidung und Ausstoßung werden dann zu gleicher Zeit und in unregelmäßiger Folge sich vollziehen.

Auf einen Punkt nur möchte ich jetzt zum Schlusse noch etwas genauer eingehen, nämlich auf die mehrfach erwähnten Intercellularräume. Wie der Name sagt, haben sie ihre Lage zwischen den Zellwandungen, und ferner müssen sie nach den obigen Ausführungen stets in der Nähe der Kerne ihre Entstehung nehmen. Nun findet man sie aber, namentlich auf den jüngsten Stadien, gerade häufiger an der Peripherie liegen, während im Inneren schon ein weiter Hohlraum vorhanden ist, wie ist dies mit der aufgestellten Forderung in Einklang zu bringen? Auch auf diesen Stadien erfolgt die erste Anlage in Gestalt kleiner, linsenförmiger, centraler Hohlräume, die allmählich anschwellen. Denken wir uns nun von der Stelle, wo die Kerne liegen, stets neue Flüssigkeit hinzutreten, so wird diese, um Platz zu gewinnen, sich zwischen die beiden Zellwände ein-

Digitized by Google

schieben müssen. Der Zusammenhalt der letzteren wird an der einen Stelle stärker, an der anderen schwächer sein, an der Stelle des geringsten Widerstandes wird die Flüssigkeit zuerst eindringen und sich hier in Gestalt eines linsenförmigen hellen Raumes ausdehnen, bis sie schließlich durch neue Flüssigkeitsaufnahme hinlänglich starken Druck gewinnt, um unter Zerreißen der festeren Stelle sich wieder mit der Binnenhöhle zu vereinigen.

Physiologische Bedeutung der Hohlräume.

Nachdem wir so möglichst genau die Morphologie dieser Erscheinungen nach allen Richtungen hin untersucht haben, erübrigt jetzt noch, ihre physiologische Bedeutung zu erörtern. Zunächst erhebt sich die Frage nach der Zusammensetzung und den Eigenschaften der den Hohlraum erfüllenden Flüssigkeit. Ich versuchte an derselben eine große Zahl von Anilinfarbstoffen, dessgleichen Karmin- und Hämatoxylinlösungen, schon um etwa durch Doppelfärbung Einiges über ihr Verhalten zu Kern und Protoplasma zu erfahren, keine derselben hatte auch nur die geringste Wirkung auf dieselbe. Sie muss also wohl eine äußerst verdünnte Lösung irgend welcher Salze und anderer Stoffe darstellen. Dass diese Flüssigkeit aus Exkretprodukten der Furchungszellen besteht, das unterliegt nach allem bisher Geschilderten wohl kaum einem Zweifel. Es würde dies also auf einen äußerst lebhaften Stoffwechsel hinweisen, und dass in der That ein solcher besteht, dafür sprechen noch andere Erscheinungen.

Von vorn herein ist das Ei in Folge seiner Größe sehr reich an Dotter, nachdem aber dieser verbraucht ist, beginnt eine reichliche Eiweißaufnahme. Schon im 16-zelligen Stadium finden sich vereinzelte Eiweißtropfen, natürlich von dem umgebenden Eiweiß aufgenommen (Taf. XXII, Fig. 46). Diese Aufnahme nimmt sehr schnell an Umfang zu, schon auf dem 30- bis 40-zelligen Stadium sind alle Zellen, vor Allem an der Peripherie, dicht von ihnen erfüllt (vgl. die Figuren auf Taf. XXII und XXIII von Fig. 46 an). Durch ihre starke Tingirbarkeit treten sie außerordentlich scharf hervor. Animaler wie vegetativer Pol betheiligen sich in gleicher Weise an der Aufnahme, erst wenn der Beginn der Gastrulation sich bemerkbar macht, übernimmt das Entoderm in ausgedehnterem Maße diese Funktion, im Ektoderm werden die Eiweißtropfen spärlicher, ganz schwinden sie aber lange noch nicht. Dagegen hat sich eine andere Differenzirung beider Blätter schon auf frühen Stadien schärfer

Digitized by Google

ausgebildet. Oben wurde bereits erwähnt, dass das Auftreten der Hohlräume sich allmählich auf die animale, d. h. ektodermale Hälfte des Keimes beschränke, im weiteren Verlaufe tritt dies immer mehr hervor. Wir haben also hier bereits eine Funktionstheilung beider Blätter vor uns, das Ektoderm übernimmt die Exkretion, das Entoderm die eigentliche Aufnahme und Verdauung der Nahrung. Verbrauch des ursprünglichen Dotters, Eiweißaufnahme und Auftreten der Exkrethöhlen bilden eine vollkommene Parallele zu einander, beide stehen in wechselseitiger Beziehung zu einander, die Hauptbedeutung all dieser Vorgänge ist also in vegetativen Processen innerhalb des Keimes zu suchen.

Vielleicht darf aber auch ein zweiter Punkt nicht ganz außer Acht gelassen werden, und dieser betrifft wiederum die Kerne. Überall sahen wir enge Beziehungen zwischen ihnen und den Hohlräumen, wir konnten eine bestimmte Strukturveränderung in ihnen während dieser Vorgänge feststellen. Der Kern muss nach jeder Theilung sich neu rekonstruiren, er muss bestimmte Stoffe dazu aus dem Plasma aufnehmen und aller Wahrscheinlichkeit nach auch verarbeiten, sollte er nicht selbständig auch Verbrauchsstoffe abgeben, um erst dann einer neuen Theilung fähig zu sein? Ausgeschlossen ist dies jedenfalls nicht, die Regelmäßigkeit der oben beschriebenen Erscheinungen spricht sogar stark dafür, wie diese Vorgänge sich aber im Einzelnen abspielen, in welcher Weise der Kern thätig in den Process der Abscheidung eingreift, darüber fehlt zur Zeit noch jeder Anhalt. Da die Färbetechnik uns hierbei so sehr im Stiche lässt, so muss man wohl zu mikrochemischen Reaktionen seine Zuflucht nehmen, um mit ihrer Hilfe die angedeuteten Probleme ihrer Lösung entgegenzuführen, vor Allem vielleicht die chemische Zusammensetzung dieser Exkretflüssigkeit zu ermitteln suchen.

Litteratur.

Die ersten Beobachtungen über das Auftreten der hier geschilderten Hohlräume machte Warneck im Jahre 1850 an Limax und Limnaeus, und zwar sind diese ziemlich ausführlicher Natur und für ihre Zeit außerordentlich genau. Zunächst beschreibt er ihr Erscheinen auf dem zweizelligen Stadium und ihr Verschwinden beim Auftreten der zweiten Furchungsebene. Sehr genau beobachtete er ferner die Hohlräume auf dem vierzelligen Stadium, von dem ersten Auftreten kleiner Hohlräume bis zur Ausbildung großer, quadratischer Binnenräume. Noch auf dem zwölfzelligen Stadium konnte er ein direktes Ausstoßen in Gestalt einer hellen Blase bemerken. Seine Resultate fasste er kurz dahin zusammen, dass jedes Theilungsstadium zwei Phasen unterscheiden lasse, näm-

Digitized by Google

lich: 1) die eigentliche Theilung, wobei der Keim eine Maulbeerform annimmt, und 2) Abflachung der Zellen und Auftreten der Hohlräume, Alles Beobachtungen, die vollständig mit den obigen Schilderungen sich decken. Auch er sieht schon in diesen Vorgängen Ernährungs- und Exkretionserscheinungen.

Als Zweiter scheint LEREBOULLET im Jahre 1862 hierher gehörige Beobachtungen gemacht zu haben, und zwar an Limnaeus. Es ist jedoch außerordentlich schwierig, eine sichere Deutung seiner »vésicules« vorzunehmen, da er wahrscheinlich die bläschenförmigen Kerne und die linsenförmigen Hohlräume nicht streng aus einander halten konnte.

RABL schildert bei Planorbis, wie an der Grenze der beiden Furchungskugeln nach der Verschmelzung eine körnchenlose Partie auftritt, es ist dies zweifellos die Exkrethöhle, wie auch aus seiner Figur hervorgeht. Eine Furchungshöhle beschreibt er auf dem 12- und 24-zelligen Stadium, giebt aber über ein etwaiges Verschwinden und Wiederauftauchen nichts weiter an.

Weiterhin beobachtete FOL an Pulmonaten auf frühen und späten Stadien das Auftreten linsenförmiger Hohlräume, dessgleichen ihr Schwinden zu bestimmten Zeiten. Die Abflachung der Ektodermzellen auf späteren Stadien schreibt er ihrer Wirkung zu.

Ganz neuerdings wurden diese Erscheinungen ziemlich ausführlich an den Stylommatophoren selbst untersucht, und zwar zunächst von FERD. SCHMIDT an Succinea und Limax agrestis. So weit seine Beobachtungen reichen, stimmen sie mit den meinigen ziemlich überein, auch er konnte einen regelmäßigen Wechsel und auf späteren Stadien eine Lokalisirung auf die animale Hälfte feststellen.

Ferner hat KOFOID in seiner Entwicklung von Limax agrestis diesen Vorgängen genaue Aufmerksamkeit geschenkt. Er beobachtete, wie schon erwähnt, am lebenden Ei das Auftreten der Hohlräume und ihr Ausstoßen, welches Anfangs sowohl am animalen wie am vegetativen Pole erfolgt. Weiterhin bemerkte er das Auftreten kleiner, intercellularer Hohlräume, von denen er ebenfalls annimmt, dass sie wenigstens zum Theil zu der Bildung der Binnenhöhle beitragen, zum Theil freilich auch sich selbständig nach außen entleeren, was mir nach meinen Beobachtungen weniger wahrscheinlich erscheint. Eine Art Differenzirung beider Keimblätter in Bezug auf das Auftreten der Hohlräume muss ich ihm gegenüber aufrecht erhalten, da sie bei genauer Orientirung der Schnittserien am vegetativen Pole nur äußerst selten und dann nur in sehr schwacher Ausbildung auftraten. Seine Bezeichnung »Exkrethöhle« halte ich gegenüber dem Ausdruck »Furchungshöhle« mit Bezug auf die größere physiologische Bedeutung dieser Hohlräume für wohl angebracht. Dagegen muss ich ihm entgegen ein Zurückführen dieser Erscheinungen auf Ernährungsvorgänge mehr in den Vordergrund stellen, zumal da ich schon eine sehr frühzeitige Verwendung des Eiweißes als Nährmaterial feststellen konnte, während er in letzterem hauptsächlich einen Schutz des jüngsten Embryos sieht. Er sucht die Ausbildung der Exkrethöhlen vielmehr daraus zu erklären, dass Eihüllen und Eiweiß eine Verlangsamung der Processe der Exkretion herbeiführen, und bemüht sich, dies durch Experimente zu erhärten. Mir selbst fehlt zur Zeit hierüber noch jede Beobachtung.

Schließlich liegen noch genaue Beobachtungen über diese Hohlräume bei einer entfernteren Gruppe, nämlich den Lamellibranchiaten, vor. STAUFFACHER beschreibt das Auftreten von Hohlräumen körnchenlosen, flüssigen Inhaltes von Cyclas cornea, und zwar unmittelbar nach den Theilungen der ersten Fur-

Digitized by Google

chungszellen. Doch geht bei ihm der helle Raum zum Theil kontinuirlich in das Plasma über, eine abschließende Membran stellt er dabei durchaus in Abrede, eine Erklärung, der gegenüber ich mich den Ausführungen KOFOID's, welcher ein solches Verhalten als sehr unwahrscheinlich hinstellt, durchaus anschließe. Auch dass der Inhalt des Hohlraumes von der Makromere wieder aufgenommen werde, halte ich für sehr fraglich. Die Zellen der verschiedenen, von ihm auf diesen Stadien abgebildeten Furchungskugeln stehen deutlich unter einem hohen inneren Drucke, wie man aus ihrer Vorwölbung nach außen ersehen kann, er selbst spricht bei einer Verkleinerung des Hohlraumes von einem herabgesetzten Drucke (bei Fig. 16 *a*), es herrschen ganz dieselben äußeren Verhältnisse wie bei Limax maximus, und ich möchte desshalb, wofern beide Formen überhaupt in Einklang zu bringen sind, eine Ausstoßung der Flüssigkeit auch hier für wahrscheinlicher halten. Von Interesse ist noch, dass auch er öfter eine Vorwölbung des Kernes gegen den Hohlraum konstatirte, aber nie konnte ich, wie er, jede Spur einer trennenden Membran mit Sicherheit in Abrede stellen.

Des Weiteren finden sich über ein Eingreifen der Kerne in diese Vorgänge nur sehr wenige und vereinzelte Angaben. WARNECK beobachtete bei Limnaeus und Limax, dass die Kerne des vierzelligen Stadiums sich einander näherten, und zwar lagen je zwei aus einer Theilung entstandene Kerne bei einander. Eine zweite Notiz findet sich neuerdings bei FERD. SCHMIDT über Succinea. Auch er glaubte, den Kernen eine Einwirkung auf diese Processe zuschreiben zu müssen, verfolgte dies jedoch nicht weiter. Sein Vergleich dieser Vorgänge der Verschmelzung mit der Konjugation der Infusorien erscheint mir sehr gewagt, zumal von einem »Austausche gewisser Bestandtheile der Furchungselemente« doch wohl nicht die Rede sein kann.

Analoge Fälle, welche auf eine direkte Betheiligung des Kernes an der nutritiven oder secernirenden Thätigkeit der Zelle hinweisen, finden sich sehr spärlich. KORSCHELT zeigte, dass in den Eifächern von Insekten der Kern regen Antheil an der Ernährung des Eies nimmt, indem er an das Nährfach herantritt und pseudopodienartige Fortsätze nach demselben aussendet. Ähnlich verhielten sich nach demselben Autor bei den Eiern von Wasserwanzen die Kerne beim Ausscheiden von Chitinfortsätzen des Chorions. Auch die Eier von Sagartia parasitica zeigen eine auffallende Lagebeziehung des Kernes zu dem Ort der Stoffaufnahme (O. und R. HERTWIG).

II. Bildung der Keimblätter.

1. Mesodermbildung.

Schon gelegentlich der Beschreibung der Furchung wurde das erste Entstehen des Mesoderms geschildert, wir sahen, wie sich in der siebenten Generation durch Theilung der Zelle $d^{6\cdot 1}$, d. h. also der hinteren ursprünglichen Makromere, die Urmesodermzelle ausbildete und ins Innere der Furchungskugel verlagerte (Taf. XXI, Fig. 28—30). Wir wollen uns jetzt mit den weiteren Schicksalen dieser einen Zelle beschäftigen und die Bildung der Mesodermstreifen aus ihr verfolgen. Zunächst zeigen die Schnitte in Fig. 52—54 auf

Digitized by Google

Taf. XXII und XXIII nochmals den ganzen Process der Verlagerung ins Innere. In Fig. 52 steht die Urmesodermzelle noch in Verbindung mit der Außenwelt durch einen Stiel, der deutlich dunkler als das Plasma seiner Umgebung gefärbt ist. In Fig. 53 ist dieser Stiel bereits von der Peripherie abgedrängt und in Fig. 54 schließlich liegt die Urmesodermzelle, rings von den äußeren Zellen umschlossen, in der Furchungshöhle.

Nach einer ziemlich langen Ruhepause tritt in ihr eine Spindel auf, die zur Bildung von zwei Mesodermzellen führt, welche beide nun symmetrisch angeordnet in der Furchungshöhle liegen (Taf. XXIII, Fig. 55). Bald treten in diesen wieder neue Spindeln auf, welche so vier Mesodermzellen liefern. Fig. 56 auf Taf. XXIII, welche einen Frontalschnitt darstellt, zeigt in der einen Zelle eine Spindel, der Kern der zweiten Zelle ist noch in Ruhe, die Richtung, in der sie die neuen Mesodermzellen abstoßen, ist nach vorn in die Furchungshöhle gerichtet, da sie selbst der hinteren Wand anliegen. Die vorderen, neu gebildeten Zellen sind etwas kleiner als die hinteren. Durch weitere Theilung dieser vier Zellen kommen schließlich die beiden Mesodermstreifen an den Seiten der Furchungskugel zu Stande. Einen Mesodermstreifen von geringerer Zellenzahl besitzt Fig. 57 auf Taf. XXIII, in stärkerer Ausdehnung zeigt ihn Fig. 58. Sein weiteres Verhalten wird besser im Zusammenhange mit der Gastrulation besprochen werden.

Litteratur.

Die Entstehung des Mesoderms aus einer oder mehreren Urmesodermzellen und deren Umwandlung zu Mesodermstreifen ist bis jetzt bereits für eine große Zahl von Mollusken festgestellt worden. Stets nimmt die Urmesodermzelle, wofern man ihre Herkunft überhaupt bis ganz zurück verfolgen konnte, ihren Ursprung von der linken hinteren, resp. hinteren Makromere. So beobachtete dies zunächst Kofoid an Limax agrestis, während Ferd. Schmidt für Succinea zwei Urmesodermzellen angiebt. Er konnte jedoch ihre Herkunft nicht sicher feststellen, und ist selbst schwankend, ob sie nicht doch vielleicht aus der Theilung einer einzigen Urmesodermzelle hervorgingen. Das Auftreten einer Urmesodermzelle, die aus der hinteren Makromere ihren Ursprung nahm, beobachtete weiterhin Fujita bei Siphonaria lepida auf dem 27-zelligen Stadium. Bei Planorbis tritt nach Rabl die Urmesodermzelle schon nach dem 24-zelligen Stadium auf, ebenfalls von der hinteren Makromere stammend, und wie bei Siphonaria zur Bildung der Mesodermstreifen führend. Bei Physa heterostropha, einem links gewundenen Pulmonaten, nimmt nach Crampton die Urmesodermzelle, entsprechend der umgekehrten Folge der ganzen Spindeldrehung dieser Form, von der rechten, hinteren Makromere ihren Ursprung.

Auch bei Prosobranchiern scheint diese Entstehungsweise ganz allgemein

Digitized by Google

zu sein, so beobachtete v. Erlanger ihre Abschnürung von der hinteren Makromere und ihre Umbildung zu Mesodermstreifen an Bithynia, welchen Angaben allerdings die P. Sarasin's, dass bei dieser Form ein vom Ektoderm scharf geschiedenes Mesoderm nicht vorhanden sei, gegenüber stehen. Ferner konstatirte Conklin bei Crepidula auf dem 24-zelligen Stadium das Auftreten der Urmesodermzelle aus der linken, hinteren Makromere, weiterhin Blochmann für Neritina aus der hinteren Makromere, dessgl. Crampton für Ilyanassa.

Bei Opisthobranchiern schnürt ebenfalls nach den Untersuchungen von Heymons an Umbrella die linke hintere Makromere die Urmesodermzelle ab, und zwar bereits nach dem 24-zelligen Stadium. Sie bildet dann später die Mesodermstreifen.

Auch bei den Lamellibranchiaten scheint dieser Typus verbreitet zu sein. wenigstens giebt Hatschek für Teredo den Ursprung der Urmesodermzelle aus einer hinteren Makromere an, und eben so neuerdings Lillie für Unioniden. Bei letzteren findet sich allerdings noch eine zweite, ektodermale Ursprungsstelle, hervorgehend aus der Zelle $a^{2\cdot2}$, welche das von ihm »larvales Mesoderm« genannte Mesenchym und den Adductormuskel liefert.

Dieser Typus der Mesodermbildung ist sogar noch weiter verbreitet, Whitman beobachtete die Entstehung des Mesoderms aus der hinteren Makromere an Clepsine, Wilson aus der linken, hinteren Makromere an Nereis.

Daneben finden sich in der Litteratur aber auch Angaben, die von den oben angeführten mehr oder weniger abweichen, ja sogar in direkten Gegensatz zu ihnen treten. Am nächsten kommen noch Beobachtungen, wie sie z. B. Metcalf bei Chiton machte, wo am hinteren Rande des Blastoporus die beiden äußerst vergrößerten Entodermzellen je eine Hälfte als Urmesodermzellen in die Furchungshöhle abgeben, oder wie Patten an Patella, wo ebenfalls zwei bilateral-symmetrische Entomesodermzellen mit ihren beiden inneren Hälften die Urmesodermzellen liefern. Bei Clione, einem Pteropoden, theilt sich nach Knipowitsch eine der vier Makromeren in zwei Theile, und diese wandern nun gemeinsam ins Innere zur Bildung der Mesodermstreifen. Bei Cyclas cornea finden sich nach Stauffacher ebenfalls zwei Urmesodermzellen, die sich von den beiden Theilprodukten der einen großen Makromere ins Innere abschnüren.

Weit schwieriger mit allem Bisherigen zu vereinigen sind die Beobachtungen v. Erlanger's an Paludina, bei welcher er den Ursprung des Mesoderms auf Cölomsäcke zurückführt, ein in der Klasse der Mollusken ganz vereinzelt dastehender Fall, den er aber neuerdings auch für Capulus hungaricus beschreibt. Für Paludina hat er später in einem Nachtrage noch zwei kleine Urmesodermzellen angegeben, deren Darstellung jedoch ihre Deutung als solche zweifelhaft erscheinen lässt. Mit seinen Angaben in direktem Widerspruche stehen die neuesten Untersuchungen von Tönniges, der bei dieser Form eine ektodermale Entstehung des Mesoderms längs der Verschlussstelle des Blastoporus konstatirte.

Angaben über direkt ektodermalen Ursprung des Mesoderms finden sich nur selten. Abgesehen von der eben erwähnten Paludina (Tönniges) und von Bithynia (Sarasin) wird dies für Aplysia von Manfredi behauptet, und zwar sollen sie hier aus den vier Mikromeren sich ableiten, ferner von Fol für die Heteropoden und von Salensky für Vermetus. Ziegler hält bei Cyclas eine theilweise ektodermale Entstehung nicht für ausgeschlossen, auch Stauffacher konnte über diesen Punkt nicht ins Klare kommen.

Digitized by Google

2. Gastrulation.

Die ersten Andeutungen der Gastrulation machen sich in einer sehr starken Abflachung des bisher kugelrunden Keimes bemerkbar, er bildet jetzt eine ganz flache Scheibe, wie sie Fig. 58 auf Taf. XXIII in einem frontalen Schnitte darstellt. An der Unterseite tritt alsbald eine seichte Vertiefung auf (Taf. XXIII, Fig. 59), doch ist diese nicht ganz gleichmäßig, nach vorn zu ist sie tiefer, nach hinten läuft sie flach aus. Auf etwas älteren Stadien ist dieses Verhalten mit noch größerer Schärfe ausgeprägt (Fig. 60 und 61) Gleichzeitig mit dieser seichten Vertiefung, ja zum Theil sogar vor ihr, treten am vegetativen Pole aber auch noch andere Veränderungen auf, Zellen des späteren Entoderms drängen sich hier ins Innere und schieben sich in mehreren Schichten über einander (Taf. XXIII, Fig. 59). Sie sind außerordentlich stark mit Eiweißtropfen überfüllt und meist etwas dunkler gefärbt, so dass gerade diese Stelle auf den Schnitten sofort in die Augen fällt (vgl. Fig. 58). Dieser Zellenpfropf wird von den beiden Armen der Mesodermstreifen gleichmäßig beiderseits umfasst. An der hinteren Seite stehen letztere gemäß ihrer Herkunft mit einander in Verbindung, aber auch nach vorn zu wachsen sie bis nahezu zur Berührung gegen einander, während sie ursprünglich hier getrennt waren. Fig. 58 auf Taf. XXIII zeigt alle diese Verhältnisse recht klar. Man sieht in der Mitte den dicht mit Eiweißtropfen erfüllten, dunkler gefärbten, entodermalen Zellenpfropf, der gerade mit seinen oberen Enden getroffen wurde, zu beiden Seiten die Mesodermstreifen, die an einer Stelle, eben der hinteren, breit mit einander zusammenhängen und sich durch den Mangel an jeglichen Eiweißtropfen auszeichnen, und schließlich außen das einschichtige Ektoderm, welches das Ganze kontinuirlich umschließt.

Diese sich in die Furchungshöhle eindrängenden Entodermzellen können auf schlecht orientirten Schnitten sehr leicht den Anschein erwecken, als drängten sich Ektodermzellen zur Bildung von Mesodermzellen ins Innere, aber stets stellten sich bei genauer Prüfung die oben geschilderten Verhältnisse heraus. Auch wird jede derartige Beobachtung durch die wechselnden Gestaltsverhältnisse der ektodermalen Zellen außerordentlich erschwert und unsicher. Niemals konnte ich auf meinen Gastrulastadien mit Sicherheit einen Zuwachs an Mesodermzellen von Seiten des Ektoderms konstatiren, die beiden Mesodermstreifen bilden allein das gesam te

Digitized by Google

Mesoderm, ein Ergebnis, zu dem auch KOFOID bei Limax agrestis gekommen ist.

Auf Erscheinungen bei viel älteren Stadien, die vielleicht auf diese Frage Bezug haben, kann ich hier noch nicht des Näheren eingehen.

Wir wollen jetzt wieder zur eigentlichen Gastrulation zurückkehren. Mit der Zunahme der Vertiefung am vegetativen Pole (Taf. XXIII, Fig. 60) gleicht sich der Entodermpfropf wieder aus, das entodermale Epithel wird wieder einfach, bis schließlich etwa das Stadium der Fig. 61 erreicht ist. Die Ektodermzellen an der animalen Hälfte zeigen in Folge des Auftretens intercellularer Exkrethöhlen wechselnde Gestaltung, die Entodermzellen bilden ein geschlossenes, einfaches Epithel, Mesodermzellen sind nur in geringer Zahl auf dem Schnitte getroffen. An dem Urdarme, dessen Blastoporus jetzt einen langen Schlitz darstellt, sind zwei Theile scharf zu unterscheiden, ein vorderer tief gegen die Furchungshöhle vordringender Raum und ein hinterer, der unter ganz allmählicher Verflachung in die Außenseite übergeht. Der vordere Raum stülpt sich in seiner Maximalausdehnung außerordentlich tief ein, er gelangt bis zur Berührung mit der gegenüber liegenden Ektodermwand, wie ein Querschnitt durch die vordere Region der Gastrula auf Fig. 62 zeigt.

Zu meiner Orientirung möchte ich hier kurz einschieben, dass ich die Stelle der Gastrulationseinstülpung als ventral, die gegenüberliegende als dorsal, die Stelle der ursprünglichen Vereinigung beider Mesodermstreifen als hinten, die entgegengesetzte als vorn bezeichne. Einen Schnitt, der in der Medianebene von vorn nach hinten geführt ist, werde ich also als Sagittalschnitt bezeichnen (vgl. Fig. 61), einen Schnitt, der senkrecht dazu die Dorsal- und Ventralseite trifft, als Querschnitt (vgl. Fig. 62), und schließlich einen Schnitt, der senkrecht zu diesen beiden der Ventralseite parallel verläuft, als Frontalschnitt (vgl. Fig. 58).

Verfolgen wir jetzt wieder die weiteren Schicksale der Gastrula. Das Mesoderm hat einige Veränderungen erfahren, in so fern als die beiden seitlichen Arme der Mesodermstreifen sich verdicken und so zwei seitliche Wülste auszubilden beginnen (Taf. XXIII, Fig. 64). Beide Wülste liegen etwas näher der Vorderseite, sie bewirken, dass äußerlich das Ektoderm vorgebuchtet erscheint, KOFOID bezeichnet diese Ausbuchtung bei Limax agrestis, wo sie ganz in derselben Weise auftritt, als Velarhöcker. Der Blastoporus stellte auf

Digitized by Google

den zuletzt beschriebenen Stadien noch immer einen weiten Schlitz dar, jetzt beginnt er sich zu verengen, und zwar in der Weise, dass der hintere Theil der Gastrula sich näher an den vorderen heranschiebt. Die ganze Gestalt der Gastrula verlängert sich in Folge dessen in dorsoventraler Richtung. Der hintere, flache Theil der Gastralhöhle wird hierdurch vollständig verdrängt, nur der vordere, tiefe Raum bleibt erhalten. Ein solches Stadium stellt Fig. 63 dar. Man sieht, wie der Blastoporus etwas verengt ist, der hintere, flache Raum ist geschwunden, die jetzige Gastralhöhle entspricht nur noch dem vorderen Theile der ursprünglich vorhandenen. Hinten erkennt man eine etwas stärkere Anhäufung von Mesoderm, an dieser Stelle wird später der Fuß sich vorwölben. Der Schnitt stellt einen etwas schrägen Sagittalschnitt dar, wesshalb vorn der eine Mesodermstreifen ebenfalls getroffen ist. Von einer Schalendrüse lässt sich mit Sicherheit auf diesem Stadium noch nichts erkennen.

Mit den Entodermzellen ist auf diesen Stadien eine wichtige Umwandlung vor sich gegangen, sie beginnen jetzt ihr typisches Aussehen anzunehmen, indem sie das Eiweiß, welches die ganze Gastralhöhle erfüllt, nicht allein in Form kleiner Tropfen aufnehmen, sondern auch direkt verarbeiten und in Gestalt mächtiger Vacuolen in sich niederlegen. Die Entodermzellen übernehmen also jetzt ihre specifische Funktion, sie bilden gleichsam in sich Reservoire aus, in welchen die Nährstoffe aufgespeichert und dann allmählich dem Organismus zugeführt werden. Weiter will ich aber hier auf diese Vorgänge nicht eingehen, ich werde später bei der Organbildung, speciell der Entwicklung des Darmkanals, des Genaueren darauf zurückzukommen haben.

Inzwischen verengt sich der Blastoporus in Folge des oben beschriebenen Vorganges immer mehr, die Gestalt der Gastrula wird dabei in dorsoventraler Richtung immer noch verlängert, zu einem völligen Verschlusse des Urmundes, wie es bei vielen Mollusken beobachtet wurde, kommt es aber nicht, stets bleibt eine feine, runde Öffnung erhalten, wie sie Fig. 65 zeigt. Niemals konnte ich wenigstens etwas von einer Verschmelzung der Ränder bemerken. Weiterhin erfüllte das Eiweiß stets in gleicher Weise die Gastralhöhle. Würde der Blastoporus sich zu irgend einer Zeit verschließen, so müsste, selbst angenommen, dass der Vorgang der Beobachtung entgangen wäre, dieser sich doch in einer verminderten Eiweißaufnahme wohl bemerklich machen. Aber ein Verschluss des Blastoporus ist doch desshalb, weil er bei einer Anzahl von Formen

Digitized by Google

beobachtet wurde, noch kein allgemein nothwendiges Postulat, ja in diesem Falle wäre er sogar ganz unerklärlich, da gerade um diese Zeit, wo ein Verschluss des Blastoporus allein denkbar sein würde, der Embryo unter starker Eiweißaufnahme sehr schnell wächst, und ihm gerade dann seine Nahrung auf einige Zeit entzogen würde.

Um nun über die wichtige Frage, betreffend das weitere Schicksal des Blastoporus, ob er direkt in Mund oder After übergeht, weitere Aufschlüsse zu erlangen, dürfen wir uns nicht mit den bisher beschriebenen Stadien begnügen, da jede auf diesen allein beruhende Orientirung unsicher sein muss, sondern wir müssen hierzu vor Allem die Ausbildung dieser Gastrula zur fertigen Larvenform berücksichtigen. Bevor dies aber im Folgenden geschieht, will ich die Litteratur, so weit sie die Gastrulation der Mollusken behandelt, kurz besprechen.

Litteratur.

Was zunächst die Abflachung des Keimes vor dem Beginne der eigentlichen Gastrulation betrifft, so wurde dieses Stadium schon öfter an verschiedenen Formen beobachtet. KOFOID beschreibt es von Limax agrestis, FERD. SCHMIDT von Succinea, FOL von Pulmonaten überhaupt, LEREBOULLET von Limnaeus, weiterhin BÜTSCHLI und TÖNNIGES von Paludina und schließlich v. ERLANGER und SARASIN von Bithynia.

Die Gastrulation selbst verläuft theils embolisch durch Invagination, theils epibolisch, indem die Ektodermzellen die Entodermzellen umwachsen. Doch sind beide Modi durchaus nicht streng geschieden, öfter finden sich Zwischenstufen, die beide Typen in einander vereinen. Eine reine Invaginationsgastrula, wie sie sich bei Limax findet, wurde fernerhin noch beobachtet an Succinea von FERD. SCHMIDT, an Limnaeus von LEREBOULLET und RAY LANKESTER, an Planorbis von RABL, d. h. also an allen Pulmonaten, was auch die Arbeiten FOL's bestätigen, weiterhin an Paludina und Bithynia von v. ERLANGER, an Dondersia von PRUVOT, an Patella von PATTEN, an Chiton und Dentalium von KOWALEVSKY, und schließlich unter den Lamellibranchiaten an Pisidium von RAY LANKESTER, an Cyclas cornea von STAUFFACHER und ZIEGLER und an Unioniden von LILLIE. Fast alle diese Formen zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Makromeren an Größe sehr schnell reducirt werden, schärfer ausgeprägt sind letztere schon in der zweiten Gruppe, welche halb embolische, halb epibolische Gastrulae besitzt, und aus der ich hier nur Neritina (BLOCHMANN), Natica (BOBRETZKY), Vermetus und Calyptraea (SALENSKY), Umbrella (HEYMONS), Elysia (HADDON), Clione (KNIPOWITSCH) und Ostrea (HORST) anführen will. Bei den Formen schließlich, bei denen Epibolie wohl ausgebildet ist, finden sich stets mächtige, dotterreiche Makromeren, denen gegenüber die kleinen Ektodermzellen nur als eine umwachsende Kappe erscheinen. Diese Art der Gastrulation besitzen unter anderen Nassa und Fusus nach BOBRETZKY, Acera bullata nach LANGERHANS, Aplysia nach BLOCHMANN, Teredo nach HATSCHEK und Modiolaria nach LOVÉN.

Um schließlich noch auf einen weiteren Punkt bei der Gastrulation einzu-

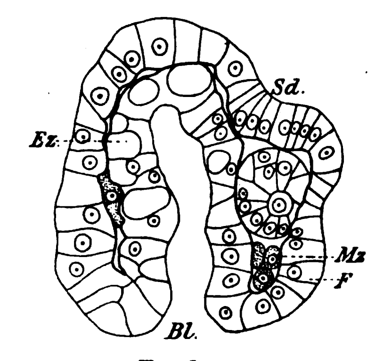
Digitized by Google

gehen, nämlich auf die Frage nach einem Verschlusse des Blastoporus, so sind hier die Beobachtungen sehr mannigfach und sich widersprechend. Ein wirklicher Verschluss, der, wenn er genauer in seinem Verlaufe beobachtet wurde, mit der einzigen Ausnahme von Paludina (nach Tönniges) von hinten nach vorn erfolgt, wird bisher behauptet für Nassa und Natica von Bobretzky, für Crepidula von Conklin, Neritina von Blochmann, Bithynia von Sarasin, für Patella von Patten, Chiton von Metcalf, für Umbrella von Heymons, Aplysia von Manfredi und Blochmann, Tergipes von Ray Lankester, schließlich unter den Lamellibranchiaten für Cyclas cornea von Ziegler, für Unioniden von Lillie, für Teredo von Hatschek, für Pisidium von Ray Lankester und für Modiolaria von Lovén.

Die Zahl derjenigen Formen, bei denen der Blastoporus geöffnet bleibt, ist viel geringer. Es gehören hierher vor Allem die Pulmonaten, nie konnte an diesen ein Verschluss konstatirt werden, weder von Fol, noch von Rabl (Planorbis), noch von Ferd. Schmidt an Succinea, noch von Kofoid und mir an Limax agrestis und Limax maximus. Nur Ray Lankester giebt einen Verschluss des Blastoporus für Limax, Arion und Limnaeus an, doch sind seine spärlichen Beobachtungen gegenüber den obigen kaum ins Gewicht fallend. Ein Offenbleiben des Urmundes wird weiterhin noch behauptet von Paludina nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Ray Lankester, Bütschli, Blochmann und v. Erlanger. Doch stehen diesen Angaben die älteren Beobachtungen von Rabl und die neuesten von Tönniges, welche beide einen Verschluss konstatirten, gegenüber. Geöffnet bleibt ferner der Blastoporus bei Fusus nach Bobretzky, bei Vermetus nach Salensky, bei Doris nach Langerhans und bei Ostrea nach Horst.

III. Ausbildung der äufseren Larvenform.

Als sichere Orientirungsmarken können bei der Frage nach dem Schicksal des Blastoporus erst die frühesten Organanlagen, die eine ganz bestimmte und unzweifelhafte Lage haben, gelten. Als solche treten hier zuerst Fuß- und Schalendrüse auf, diese beiden Organe müssen wir desshalb jetzt hauptsächlich beachten, nach ihnen allein können wir die Frage, ob der Blastoporus zu Mund oder After wird, entscheiden. Die frühseste, unzweifelhafte Anlage beider Organe tritt im Stadium der Textfig. 4 auf, die Schalendrüse wohl auch schon in dem der Fig. 65 auf Taf. XXIII. Das erst erwähnte Stadium schließt sich eng an das letztere an. Der Blastoporus ist nach außen offen, von ihm ausgehend trifft man auf der einen Seite

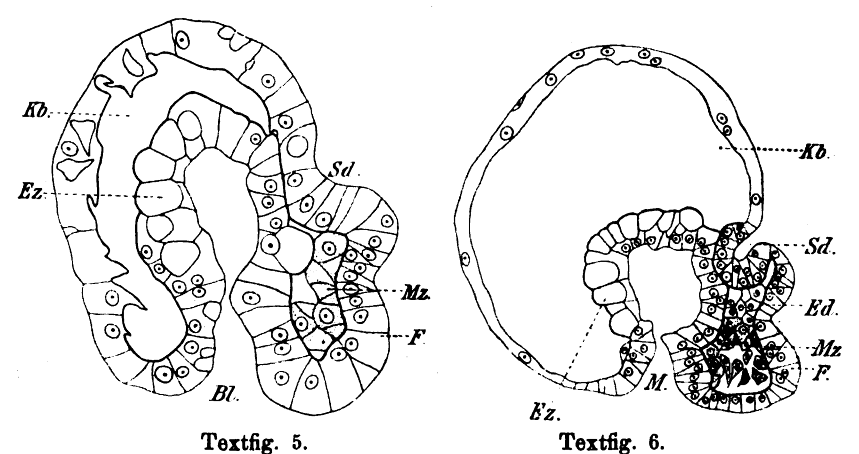


Textfig. 4.

Sagittalschnitt durch eine ältere Gastrula mit erster Anlage der Schalendrüse. *Bl*, Blastoporus; *F*, Fuß; *Ez*, Entodermzellen; *Mz*, Mesodermzellen; *Sd*, Schalendrüse. Vergr. 248.

Digitized by Google

auf einen Höcker, es ist dies der Fußhöcker. Im Inneren liegt über demselben ein größerer Zellenhaufen, den ich nicht für Mesoderm, sondern für eine erste, allerdings schräg getroffene, Anlage des Enddarmes halten möchte, und darüber endlich tritt, durch eine Furche vom Fußhöcker geschieden, eine flache Einstülpung des Ektoderms auf, die erste Anlage der Schalendrüse. Ihre Zellen haben sich gegenüber den umgebenden Ektodermzellen etwas verlängert, sie sind schmäler geworden und haben sich enger an einander gedrängt. Das sich direkt hieran anschließende Bild giebt Textfig. 5. Der Blastoporus hat sich an einer Stelle verengt, Fußhöcker und Schalendrüse sind etwas schärfer markirt, zugleich hebt sich an der entgegengesetzten Seite das äußere Ektoderm vom Entoderm ab, so dass ein freier Raum zwischen beiden



Textfig. 5. Textfig. 6.

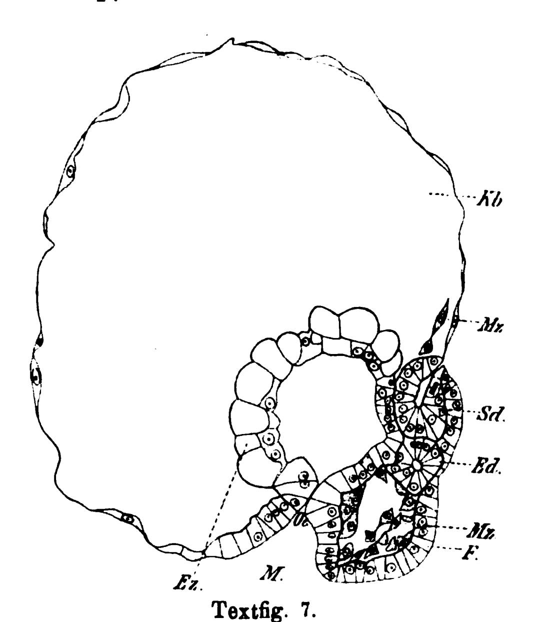
Fig. 5. Sagittalschnitt durch einen ganz jungen Embryo, mit erster Anlage der Kopfblase (*Kb*). Bezeichnungen wie in Fig. 4. Vergr. 248.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Kopfblase stärker entwickelt. *M*, Mund; *Ed*, Enddarm, sonst Bezeichnungen wie in Fig. 4 und 5. Vergr. 160.

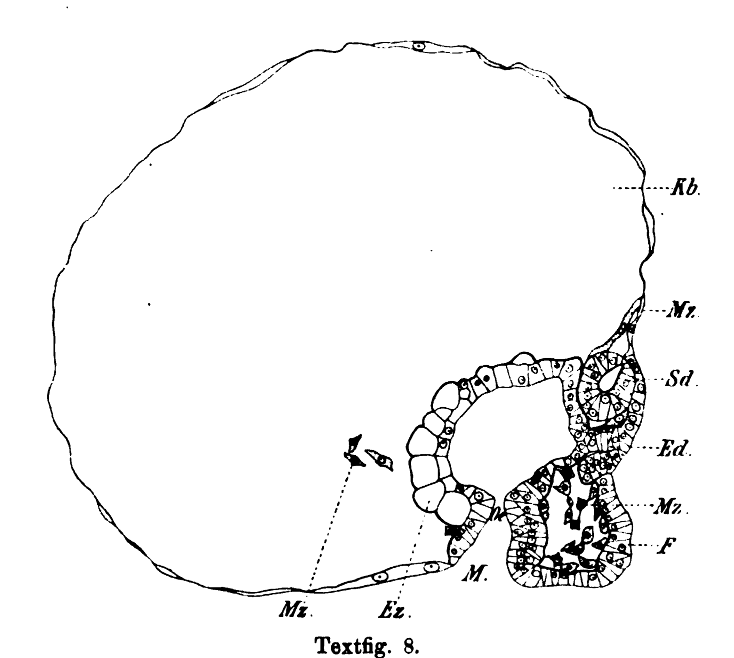
entsteht, der in Textfig. 6 und weiterhin 7 und 8 unter starker Abflachung des Ektoderms zu enormer Größe anschwillt, es stellt dies die erste Anlage eines Larvenorgans, die Kopfblase, dar. In Textfigur 6 ist jetzt auch der Fußhöcker bereits nach hinten ausgewachsen, die Schalendrüse hat sich tief eingestülpt, in Textfig. 7 ist sie nur noch durch einen ganz feinen Kanal mit der Außenwelt verbunden, und in Textfig. 8 ist sie vollständig abgeschnürt und liegt als rundes Bläschen zwischen Ektoderm und Entoderm. Nunmehr können wir über das Schicksal des Blastoporus keinen Augenblick mehr im Zweifel sein, aus ihm geht unstreitig der Mund hervor, denn die Stelle, wo die mächtige Kopfblase sich entwickelt, ist die

Digitized by Google

vordere Seite, wo Schalendrüse und Fuß sich anlegen, ist die Hinterseite, der ursprüngliche Blastoporus und jetzige Mund liegt ventral. Auch lässt der ursprüngliche Blastoporus, dessen Schicksale die obigen Figuren in ununterbrochener Reihenfolge geben, schon das Verhalten des späteren Mundes erkennen, die Verengung auf Textfig. 5 u. 6 deutet den in Textfig. 7 schon weiter ausgebildeten Ösophagus an, der nach innen in die Gastral-



Textfig. 7.
Sagittalschnitt durch einen noch älteren Embryo. *Oe.* Ösophagus, sonst Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 150.



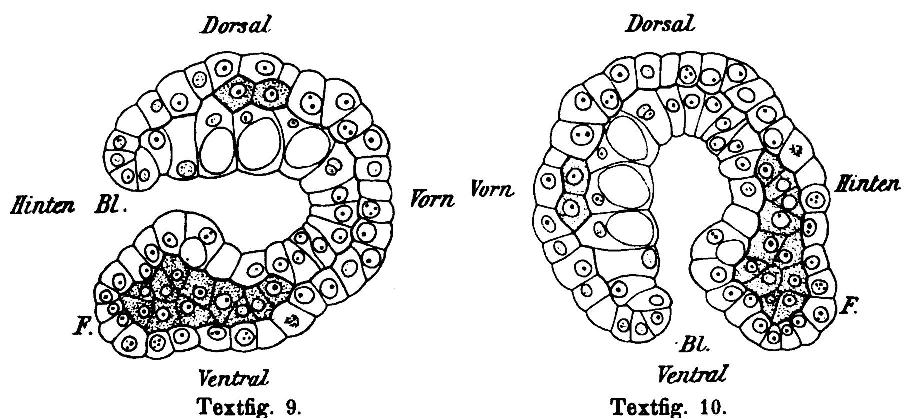
Textfig. 8.
Sagittalschnitt durch die ausgebildete Larvenform. Kopfblase sehr weit ausgedehnt. Schalendrüse vollständig abgeschnürt Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 150.

Digitized by Google

höhle, nach außen in einen weiten Vorraum, gebildet durch das Stomodaeum, führt.

Wir haben also bei der ausgebildeten Larve ganz dieselbe Orientirung beibehalten, die wir bei der Gastrula anwandten, der Blastoporus, resp. Mund, bleibt zunächst ventral liegen und verschiebt sich erst allmählich nach vorn, während der Fuß nach hinten auswächst. Die Stelle der Vereinigung beider Mesodermstreifen, die sich jetzt schon längst in spindelförmige Mesodermzellen aufgelöst haben, bildet die Hinterseite und ist hier durch die Mesodermanhäufung im Fußhöcker angedeutet, ganz entsprechend der Lage der Urmesodermzelle und entsprechend der hinteren Makromere des vierzelligen Stadiums. Gerade erst durch diese späten Stadien erlangt die frühere Orientirung eine Bestätigung und theilweise Begründung.

Ich bin hier auf die Larvenform, die im zweiten Theile meiner Arbeit genauer geschildert werden wird, desswegen näher eingegangen, um die von KOFOID, allerdings nur unter Zögern, aufgestellte Ansicht, dass bei Limax aus dem Blastoporus der After hervorgehe, widerlegen zu können. KOFOID orientirt zunächst eine Gastrula,



Textfig. 9. Textfig. 10.

Sagittalschnitte durch eine ältere Gastrula von Limax agrestis. Kopie nach KOFOID. Vergr. 280. Fig. 9 zeigt die Orientirung KOFOID's, Fig. 10 die meinige.

die äußerlich genau mit der meinigen übereinstimmt, in ganz anderer Weise. Meine Vorder- und Hinterseite nimmt er als Ober- und Unterseite und umgekehrt meine Ober- und Unterseite als Vorder- und Hinterseite (vgl. Textfig. 9 und 10. Diese stellen eine Kopie seiner Fig. 56 dar. Ich habe sie gewählt, um zu zeigen, wie übereinstimmend unsere Befunde äußerlich bis zu diesem Stadium sind, und wie nur die Deutung eine verschiedene ist). Schon seine Er-

Digitized by Google

klärung, unter welchen Drehungs- und Überwachsungserscheinungen die jüngere Gastrula sich in die ältere verwandelt, erscheint mir sehr gekünstelt. Der Blastoporus, der auch nach seiner Angabe durch einen Verschluss von hinten nach vorn seine schließliche Gestalt erlangte, soll sich nun plötzlich durch ein umgekehrtes Überwachsen von Seiten des Vorderrandes wieder nach hinten verschieben. Er erklärt selbst, dass Zwischenstufen hierfür kaum aufzufinden seien, und diejenigen, welche er hierfür anführt, scheinen mir durchaus nicht beweisend zu sein. Seine Fig. 54 scheint mir viel eher ein jüngeres Stadium zu sein, auf welchem der Urdarm noch in einen vorderen, tieferen und einen hinteren, flacheren Abschnitt getheilt ist, entsprechend etwa meiner Fig. 61 auf Taf. XXIII, seine Fig. 56 gleicht, wie schon gesagt, genau der von mir gegebenen, die plötzliche Verschiebung aber des Blastoporus von der Ventralseite nach der Hinterseite scheint mir durch diese Figuren eben so wenig gerechtfertigt, wie durch seine Totalansichten. Dass die von ihm »dorsal« genannte Wand des Archenterons stärker vacuolisirt erscheint, spricht ganz zu Gunsten meiner Orientirung, auch meine Figuren zeigen ganz dasselbe Verhalten, der weniger vacuolisirten Wand entspricht eben die Stelle, die später der Enddarm einnimmt. Ältere Stadien, die, wie wir gesehen haben, schließlich allein maßgebend sein können, führt er überhaupt nicht an. Er giebt nur einen Schnitt, wo er die Schalendrüsenanlage bezeichnet, aber ob das Bezeichnete sie wirklich ist, lässt sich kaum mit Sicherheit entscheiden. Wenn seine Orientirung richtig wäre, so müsste er ein Stadium anführen, auf dem an seiner Ventralseite eine Mundeinstülpung auftritt und zugleich an der entgegengesetzten, dorsalen Seite eine zweite Vertiefung, die Schalendrüsenanlage, vorhanden ist.

Nun stützt sich Kofoid bei seiner Orientirung auf die Figuren Fol's (»Développement des Gastéropodes Pulmonés«), und glaubt dessen Schalendrüse für die Mundeinstülpung, und den Mund für den After ansprechen zu müssen. Er konnte dies nur desshalb thun, weil Fol's Bilder keine lückenlose Serie bilden und derselbe sie nicht in ihrer natürlichen Lage darstellt, ich glaube aber, dass meine Bilder wohl die nöthige Ergänzung bringen werden und eine Vereinigung derselben sicher ermöglichen. Nöthigenfalls hätte ich noch beliebige Zwischenstufen anbringen können, aber nie konnte ich zwei gleichzeitige Einstülpungen an zwei entgegengesetzten Seiten beobachten, wie es z. B. bei Paludina, wo ja der Blastoporus thatsächlich zum After wird, so außerordentlich klar zu erkennen ist. Nehmen

Digitized by Google

wir dazu die Lage der Kopfblase, ferner dass der Enddarm, ganz wie es meine Orientirung verlangt, sich zwischen Schalendrüse und Fuß anlegt, — man sieht ihn in voller Ausbildung mit Lumen und theilweiser Verschmelzung mit beiden Blättern bereits in Textfig. 7 und 8 —, so werden wir unbedingt zu dem Schlusse gedrängt, dass **aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht.** KOFOID's Annahme setzt so große Verschiebungen und Umänderungen am Embryo voraus, dass sie mir in obiger Serie unmöglich hätten entgehen können.

Litteratur.

Was zunächst die Pulmonaten betrifft, so wurde bisher stets ein direkter Übergang des Blastoporus in den Mund behauptet, mit Ausnahme eben der neuesten Arbeit von KOFOID. Ein solcher wurde beobachtet bei Succinea und Limax agrestis von FERD. SCHMIDT, ferner bei Pulmonaten überhaupt von FOL in dessen oben erwähnten Pulmonatenentwicklung, bei Planorbis von RABL, bei Limnaeus von WOLFSON und LEREBOULLET.

Auch unter den übrigen Mollusken scheint dieser Typus der verbreitetste zu sein, wir finden einen Übergang in den Mund, theils auf direktem Wege, theils nach vorhergehender Schließung, unter den Prosobranchiern bei Nassa, Fusus und Natica nach BOBRETZKY, bei Neritina nach BLOCHMANN, bei Bithynia und Capulus hungaricus nach v. ERLANGER, bei Patella nach PATTEN, bei Vermetus und Calyptraea nach SALENSKY, bei Crepidula nach CONKLIN, ferner unter den Opisthobranchiern bei Umbrella nach HEYMONS und bei Aplysia nach BLOCHMANN, weiter bei den Heteropoden nach FOL, bei den Pteropoden (Clione) nach KNIPOWITSCH, schließlich unter den Lamellibranchiaten bei Ostrea nach HORST und bei Teredo nach HATSCHEK, unter den Scaphopoden bei Dentalium nach KOWALEVSKY und unter den Amphineuren bei Chiton nach demselben Autor.

Die Zahl der Formen, welche aus dem Blastoporus den After hervorgehen lassen, ist gegenüber den obigen nur ganz gering. Ein solcher Vorgang wurde beobachtet bei Paludina nach den übereinstimmenden Untersuchungen von RAY LANKESTER, BÜTSCHLI, BLOCHMANN und v. ERLANGER. TÖNNIGES, giebt einen Durchbruch des Afters an der schließlichen Verschlussstelle des Blastoporus an, RABL behauptet dagegen auch hier einen Durchbruch des Mundes. Den Übergang oder Durchbruch in den After zeigen ferner noch wahrscheinlich Dondersia nach PRUVOT und zwei Lamellibranchiaten, nämlich Pisidium nach RAY LANKESTER und Cyclas cornea nach ZIEGLER. Freilich ist die Scheidung beider Typen nicht stets so scharf durchzuführen, manche der oben angeführten Formen, wie namentlich Paludina und Cyclas, zeigen auch Beziehungen des Mundes zum Blastoporus, in so fern dieser sich am vorderen Ende des ursprünglich lang schlitzförmigen Blastoporus anlegt, wie umgekehrt unter der erst genannten Gruppe einige, wie Umbrella und Aplysia, auch Beziehungen des Blastoporus zum After aufweisen. Immerhin ist aber ihre Zahl nur gering, so dass wir wohl mit vollem Rechte den Typus, wonach aus dem Blastoporus der Mund hervorgeht, als den vorherrschenden betrachten dürfen.

Marburg, Juli 1896.

Digitized by Google

Litteraturverzeichnis.

1. van Beneden, Recherches sur le développement des Aplysies. Annales des sciences nat. 2. sér. Tome XV. Zoologie. 1841.
2. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVI. 1882.
3. F. Blochmann, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
4. N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877.
5. O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (I. Paludina vivipara. II. Neritina fluviatilis). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIX. 1877.
6. E. G. Conklin, The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata. Zoolog. Anzeiger. 15. Jahrg. 1892.
7. H. E. Crampton, Reversal of cleavage in a sinistral Gasteropod. Annals N. Y. Acad. Sc. VIII. March 1894.
8. H. E. Crampton, Experimental Studies on Gasteropod Development. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. III. 1896.
9. R. v. Erlanger, Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
10. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden I. Bithynia tentaculata. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. X 1892.
11. R. v. Erlanger, Mittheilungen über Bau und Entwicklung einiger marinen Prosobranchier. Zoolog. Anzeiger. 15. Jahrg. Nr. 408. 1892.
12. R. v. Erlanger, Zur Bildung des Mesoderms bei der Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. Bd. XXII. 1894.
13. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXI. Abth. 3. 1875.
14. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome IV. 1875.
15. H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome V. 1876.
16. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Arch. de Zool. exp. et génér. Tome VIII. 1880.
17. T. Fujita, Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. Zoolog. Magazine. Vol. VII. No. 79. Tokyo 1895.
18. C. Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. III. 1851.
19. A. Goette, Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anadonta piscinalis. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LII. 1891.
20. A. C. Haddon, Notes on the development of Mollusca. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXII. 1882.
21. B. Hatschek, Über die Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. aus d. zool. Inst. zu Wien. Bd. III. 1880.

Digitized by Google

22. A. P. HENCHMAN, The origin and development of the central nervous system in Limax maximus. Bull. of the mus. of comper. Zool. at Harv. College. Vol. XX. 1890.
23. R. HEYMONS, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LVI. 1893.
24. R. HORST, On the development of the european Oyster. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXII. 1882.
25. R. HORST, De Ontwikkelingsgeschiedenes van de Oester (Ostrea edulis L.). Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. Suppl. Deel I. 1883/84. (Auch französisch.)
26. H. v. IHERING, Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. IX. 1875.
27. N. KNIPOWITSCH, Zur Entwicklungsgeschichte von Clione limacina. Biolog. Centralbl. Bd. XI. 1891.
28. C. A. KOFOID, On some laws of cleavage in Limax. Proc. of the amer. Acad. of Arts and Sciences. Januar 1894.
29. C. A. KOFOID, On the early development of Limax. Bull. of the mus. of comp. Zool. at Harv. College. Vol. XXVII. 1895.
30. E. KORSCHELT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. IV. 1889.
31. KORSCHELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1893.
32. A. KOWALEVSKY, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annal. du Mus d'hist. nat. de Marseille. Tome I. 1883.
33. A. KOWALEVSKY, Embryogénie du Chiton Polii. Annal. du Mus. d'hist. nat. de Marseille. Tome I. 1883.
34. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. 1884.
35. P. LANGERHANS, Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIII. 1873.
36. E. RAY LANKESTER, Observations on the development of the Pond-snail (Limnaeus stagnalis). Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XIV. 1874.
37. E. RAY LANKESTER, Contributions to the developmental History of the Mollusca. Philos. Transact. R. Society. Vol. CLXV. Part 1. 1875.
38. E. RAY LANKESTER, On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XVI. 1876.
39. A. LEREBOULLET, Embryologie du Limnée des étangs. Annal. des scienc. nat. 4. sér. Zool. Tome XVIII. 1862.
40. F. R. LILLIE, The embryologie of the Unionidae. Journ. of Morphology. Vol. X. 1895.
41. S. LOVÉN, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Stockholm 1879. (Auszug aus: Handlingar K. Svensk. Vetensk. Akad. 1848.)
42. L. MANFREDI, Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti della R. Accad. delle Science Fisiche e Math. Vol. IX. 1882.
43. E. L. MARK, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harv. College. Vol. VI. 1881.
44. M. METCALF, Contributions to the Embryologie of Chiton. Stud. from the biolog. Labor. of the John Hopkins University. Vol. V. 1893.

Digitized by Google

45. W. Patten, The embryologie of Patella. Arb. aus dem zool. Institut der Univ. Wien. Bd. VI. 1886.
46. C. Pruvot, Sur le développement d'un Solénogastre (Dondersia banyulensis). Compt. rend. des séances de l'acad. des sciences. Tome CXI. 1890.
47. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jen. Zeitschrift für Naturw. Bd. X. 1876.
48. C. Rabl, Über die Entwicklungsgeschichte der Tellerschnecke. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.
49. C. Rabl, Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von Planorbis. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.
50. C. Rabl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. der k. Akad. der Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXVII. 3. Abth. 1883.
51. W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. I. Calyptraea sinensis. II. Trochus. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXII. 1872.
52. W. Salensky, Zur Entwicklungsgeschichte des Vermetus. Biolog. Centralblatt. Bd. V. 1885.
53. W. Salensky, Études sur le développement du Vermet. Archives de Biologie. Tome VI. 1887.
54. P. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. aus d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. VI. 1883.
55. Ferd. Schmidt, Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zoolog. Jahrb. Abtheil. für Anat. u. Ontog. der Thiere. Bd. VII. 1894.
56. Ferd. Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. Zoolog. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere. Bd. VIII. 1895.
57. H. Stauffacher, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea. Jen. Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXVIII. 1893.
58. A. Stuart, Über die Entwicklung einiger Opisthobranchier. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XV. 1865.
59. C. Tönniges, Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LXI. 1896.
60. N. A. Warneck, Über die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gastropoden. Bull. de la soc. impér. des Naturalistes de Moscou. Tome XXIII. Partie 1. 1850.
61. C. O. Whitman, The Embryologie of Clepsine. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XVIII. 1878.
62. E. B. Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journal of Morph. Vol. VI. 1892.
63. C. v. Wistinghausen, Untersuchungen über die Entwicklung von Nereis Dumerilii. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. X. 1891.
64. Wl. Wolfson, Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis. Bull. de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg. Vol. XXVI. 1880.
65. E. Ziegler, Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLI. 1885.

Diese Arbeit ist mit Tafeln in der »Zeitschr. für wissensch. Zoologie«, Bd. LXII, erschienen.

Digitized by Google

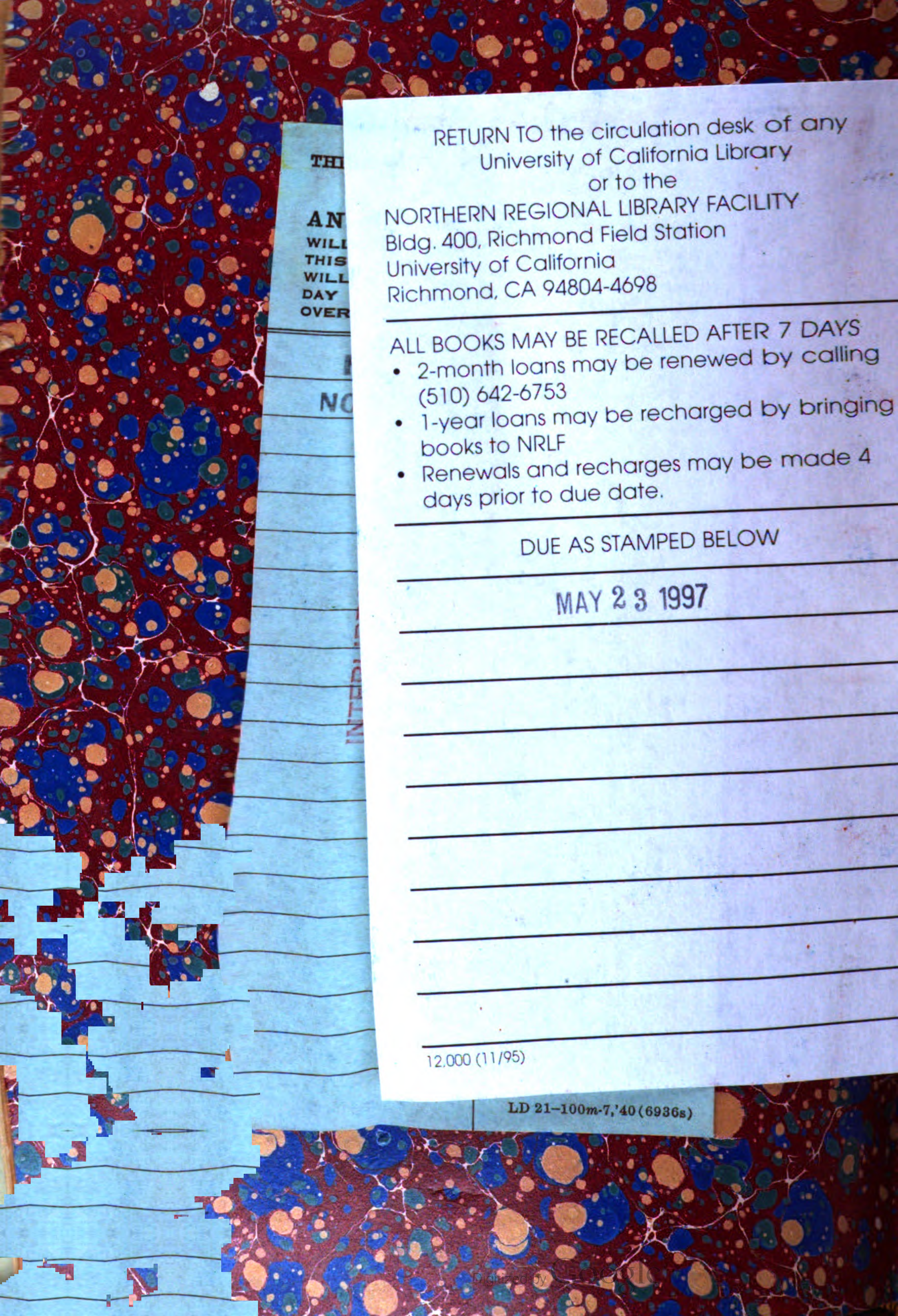
Lebenslauf.

Ich, JOHANNES MEISENHEIMER, bin geboren am 30. Juni 1873 als Sohn des Ökonomen DANIEL MEISENHEIMER, evangelischer Konfession, zu Griesheim a/M. Ich besuchte von Ostern 1884—1887 die Musterschule zu Frankfurt a/M. und von Ostern 1887 bis Herbst 1893 das dortige städtische Gymnasium, bezog hierauf die Universität Marburg, um Naturwissenschaft zu studiren, verblieb daselbst ein Jahr und ging dann nach Heidelberg, um schließlich Herbst 1895 wieder nach Marburg zurückzukehren. Ich hatte dabei Gelegenheit, die Vorlesungen und Kurse folgender Docenten zu besuchen: BAUER, BÜTSCHLI, COHEN, TH. FISCHER, CUNO FISCHER, GEGENBAUR, KAYSER, KLAATSCH, KORSCHELT, KÜHNE, MAURER, MELDE, A. MEYER, VICTOR MEYER, NATORP, QUINCKE, ZINCKE, ferner Dr. BRAUER, Dr. B. HALLER und Dr. SAMASSA. Allen meinen Lehrern sage ich an dieser Stelle für die mir bewiesene Theilnahme und für die Förderung, die mir von ihnen zu Theil geworden, meinen herzlichsten Dank.

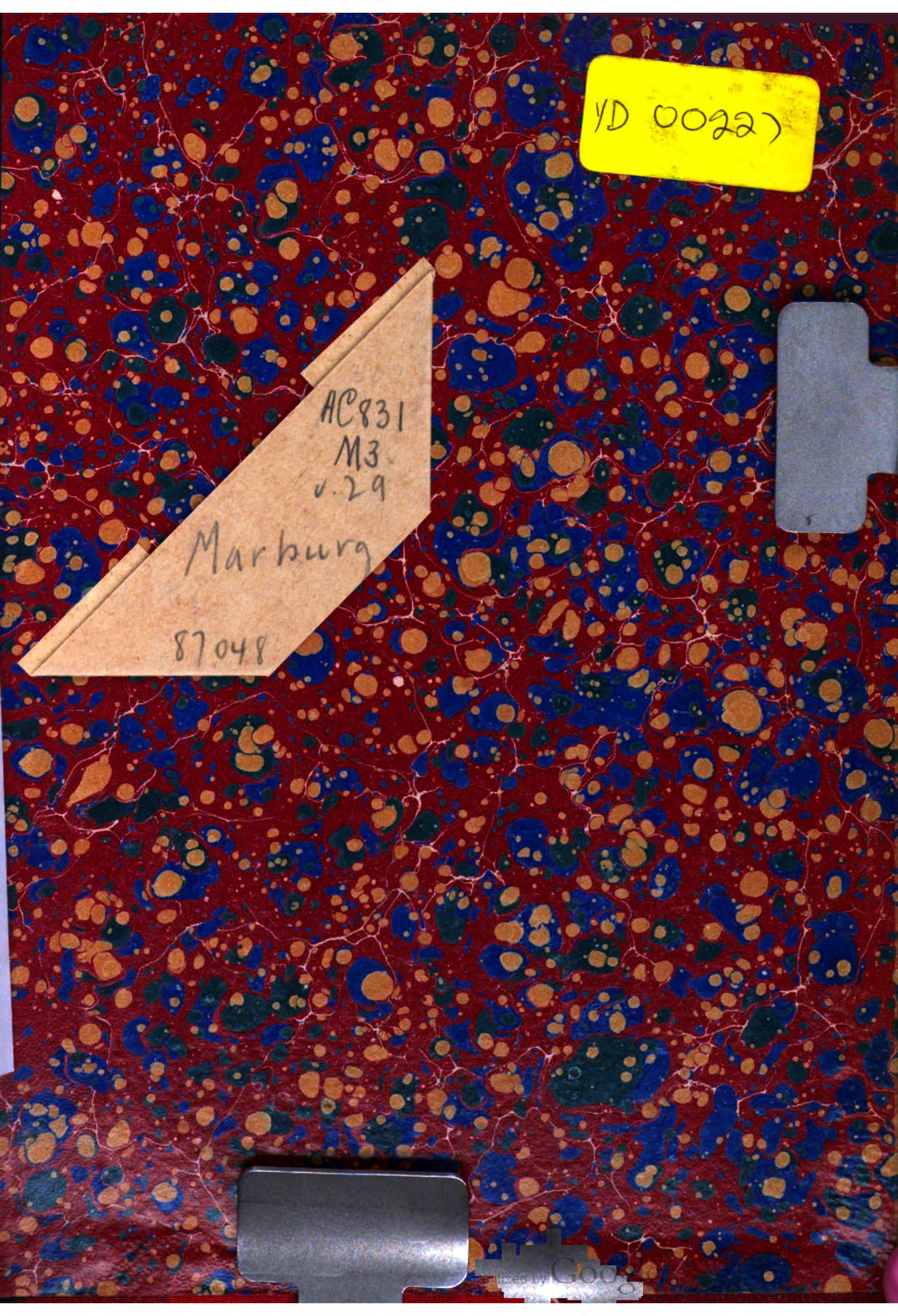
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



RETURN TO the circulation desk of any
University of California Library
or to the
NORTHERN REGIONAL LIBRARY FACILITY
Bldg. 400, Richmond Field Station
University of California
Richmond, CA 94804-4698
ALL BOOKS MAY BE RECALLED AFTER 7 DAYS
• 2-month loans may be renewed by calling (510) 642-6753
• 1-year loans may be recharged by bringing books to NRLF
• Renewals and recharges may be made 4 days prior to due date.
DUE AS STAMPED BELOW
MAY 23 1997
12,000 (11/95)
LD 21-100m-7,'40(6936s)


YD 00227
AC831
M3
v.29
Marburg
87048
Digitized by Google

Digitized by Google